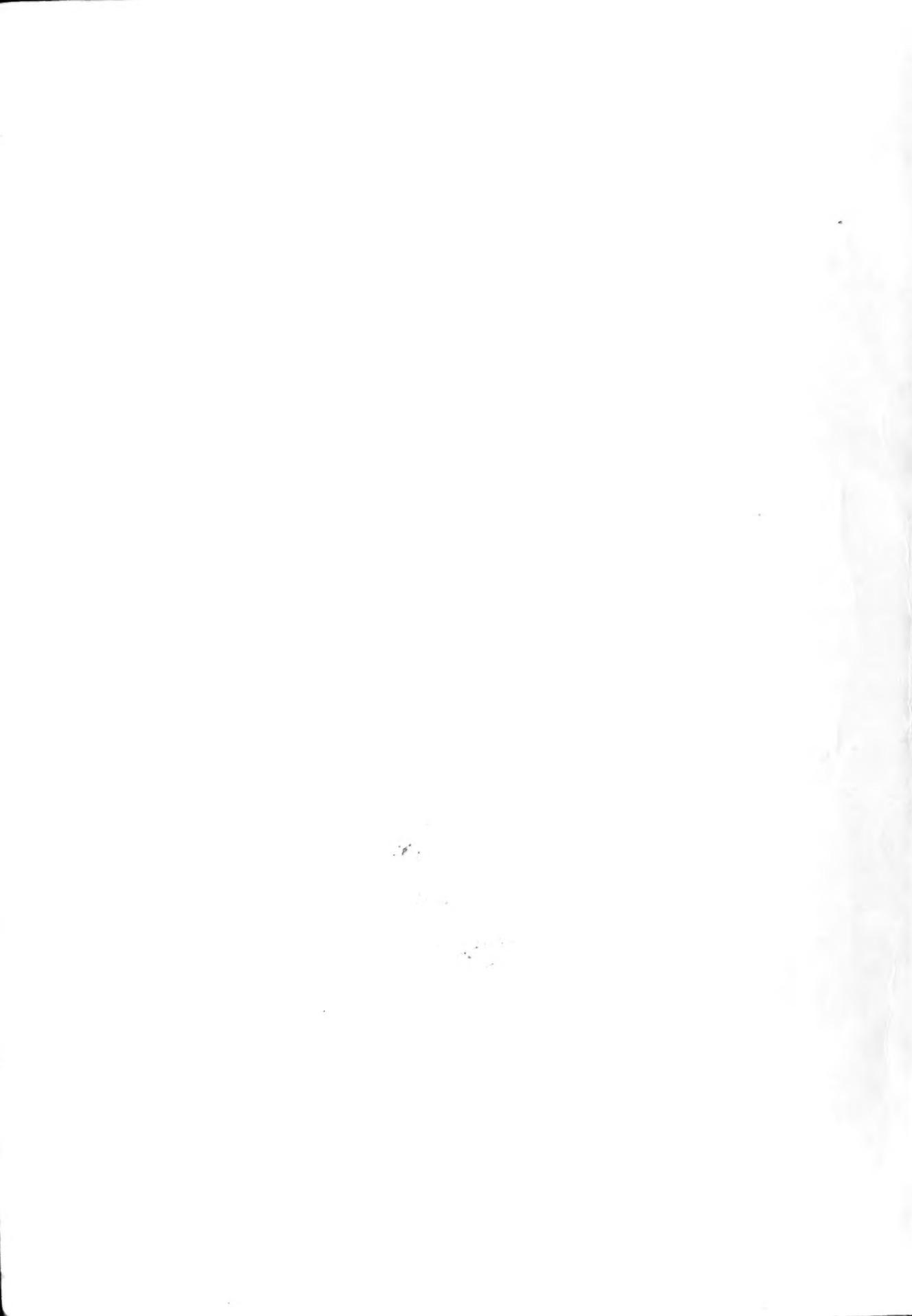


化石藻类

[西德] E. 弗吕格尔 主编



科学出版社



58.334083
165

化 石 藻 类

〔西德〕 E. 弗吕格尔 主编

曹瑞骥 齐文同 石永泰 周明鉴 译
李增全 苏宗伟 张汝政 谢洪源



中科院植物所图书馆



S0002966

科学出版社

1984

23568

内 容 简 介

《化石藻类》一书系埃尔兰根-尼恩贝格大学古生物研究所于1975年10月组织召开的第一次国际化石藻类讨论会的论文选集。本书选译了其中的36篇论文，重点介绍了蓝藻、叠层石、枝藻、古生代和中生代红藻的系统发育及其在地层、沉积岩石学方面的意义。同时还讨论了钙藻和“拟藻类”的亲缘关系和藻类碳酸盐岩的超微构造。还有许多论文讨论了藻类与沉积环境和成岩成矿等的关系。

本书涉及了有关化石藻类研究中十分广泛的领域，提供了丰富的资料，反映了古藻学当前的国际动态和水平。这类书在我国尚系第一次译出，对古生物学、沉积学、矿床学以及生物学等方面的科研、教学人员都将具有十分重要的参考意义，并能满足石油、煤炭、地质等生产部门有关专业人员对化石藻类资料的迫切需要。

FOSSIL ALGAE

Recent Results and Developments

Edited by Erik Flügel

Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York 1977

化 石 藻 类

[西德] E. 弗吕格尔 主编

曹瑞骥 齐文同 石永泰 周明鉴 译

李增全 苏宗伟 张汝玖 谢洪源

责任编辑 张汝玖

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1984年4月第一版 开本：787×1092 1/16

1984年4月第一次印刷 印张：18 1/2

印数：0001—2,100 字数：428,000

统一书号：13031·2530

本社书号：3469·13—16

定 价：2.90 元

译者的话

化石藻类系指那些在岩层中保存下来的各地质时期的藻类遗体、遗迹，以及它们代谢活动引起沉积环境变化所形成的沉积构造。由于这些化石不仅在相分析、生物地层对比、造岩和成矿作用等方面具有重要意义，而且在探索生命起源、真核生物与原核生物的关系及陆生生物的出现等重大课题中也具有重要价值。因此，有关化石藻类的研究引起了广大古生物学家、地质学家和生物学家的极大重视和兴趣。

至今，化石藻类的研究已有一百余年的历史，不过由于这类化石一般个体十分微小，受到种种技术手段的限制，致使这方面的研究长期进展缓慢。然而，近 20 年来随着现代科学技术的发展，尤其是透射电镜和扫描电镜的应用和普及，极大地推动了化石藻类研究的迅猛发展。目前，国际上有关化石藻类的研究十分活跃，不仅在系统学、形态学及生态学方面继续积累了大量新资料，而且在前寒武纪化石藻类、藻类造礁与生油母岩、地质时期各种藻类的盛衰与分布在地层对比、古地理、古气候、相分析等方面，都取得了许多重大的成绩，据不完全统计，近十年来所发表的古生物文献中有关化石藻类的文献已跃居第四位。

《化石藻类》一书是第一次国际化石藻类讨论会上宣读的论文经 E. 弗吕格尔教授 精选编辑而成，共有论文 37 篇，内容包括蓝藻和叠层石、绿藻、红藻、亲缘关系问题、生物统计学、超微构造及藻类与沉积环境七个部分。从本书包含的内容之广泛、涉及的材料之丰富、研究的问题之深入等方面来看，它不仅反映了当时化石藻类研究的最新成果与进展，而且代表了国际上有关化石藻类的研究动态和水平。

我国有关化石藻类的研究工作虽然大多起步较晚、基础亦较薄弱（轮藻除外），然而在化石藻类研究领域的许多方面都作出了令人可喜的成绩。特别是近十余年来，随着石油、地质、煤炭事业的蓬勃发展，从事化石藻类研究的队伍迅速壮大，急需了解有关化石藻类研究的资料。我们为了适应上述情况，从《化石藻类》一书中选出 36 篇论文翻译出版，供广大生物学、古生物学和地质学工作者学习参考。

参加本书翻译工作的有：曹瑞骥、齐文同、石永泰、周明鉴、李增全、苏宗伟、张汝玖和谢洪源同志。初稿译成后除互相进行校订外，由石永泰同志负责全书的审校、协调和统一名词术语等工作。由于我们的水平所限，译文中不当甚至错误之处在所难免，恳请读者不吝批评指正。

译者

1980 年 8 月于北京

作 者 序

地质学家和生物学家之所以对藻类和藻类碳酸盐岩非常感兴趣，其原因在于藻类生物与环境之间具有十分重要的相互制约关系。近 20 年来，已经积累了化石藻类系统学、形态学和生态学等方面大量的资料，特别是对现代藻类及与之相似的化石藻类进行深入的比较研究，给相分析、沉积岩石学、生物地层对比及有关前寒武纪生态系的推测带来了新的推动力。

1975 年 10 月，在由埃尔兰根-尼恩贝格大学古生物研究所 (*Institut of Paleontology of the University Erlangen-Nürnberg*) 组织召开的第一次国际化石藻类讨论会期间，大约有 130 位科学家参加了化石藻类科学现状的讨论，会上宣读了 55 篇学术论文，并从中选出 37 篇编辑成本书出版。

这些论文当中，有些是关于藻类类群及组成的综述评论文章，例如 Cl. 蒙蒂的《叠层石性质和古生态意义概念的发展》、M. 赫拉克等的《绒枝藻类的发展史》、J. P. 巴苏勒特等的《绒枝藻目化石的分类标准》、J. L. 雷伊的《晚古生代的钙质红藻》及 A. F. 普瓦格南特的《中生代的红藻》便是属于这一类的论文。有些是关于蓝藻生物学和形态学、藻类和“拟藻类”亲缘关系问题、化石藻类的统计学分析以及钙藻的超微构造方面的论文。本书还有许多论文论述了藻类在现代和古代环境中作为相的标志及沉积岩石学因素所起的作用。

对许多大学的欣然合作表示感谢，我们希望本书能够提供整个现代藻类研究主要趋向的一个良好断面。

对本书所有作者的信任，U. 朔尔 (U. Scholl) 先生在这次讨论会期间和会后的工作，以及海德堡斯普林格出版社职员在本书出版过程中的帮助，均在此一并表示感谢！

E. 弗吕格尔

目 录

蓝藻和叠层石

- 关于前寒武纪微生物化石的解释 (美) St. 戈卢比克, E. S. 巴洪 (1)
 叠层石性质和生态意义概念的发展 (比) Cl. 蒙蒂 (13)
 第一性生产量、藻席形成和石化作用——含氧的和兼性缺氧的藻菌的贡献
 W. E. 克伦宾, Y. 科恩 (31)
 骨骼叠层石 (英) R. 赖丁 (45)
 有孔虫藻核形石的环境意义 (波) T. M. 佩里特 (49)
 南非(阿扎尼亚)德兰士瓦省东北部前寒武纪德兰士瓦白云岩中的叠层石
 (西德) R. 福斯特, H. 瓦亨多夫 (53)
 赞比亚上元古界藻叠层石的环境意义 (赞) A. 冈内蒂兰卡 (60)
 摩洛哥前阿特拉斯山脉前寒武系和寒武系分界层的叠层石和凝块石的初步研究
 (西德) M. 施米特, W. 莫宁格尔 (65)
 印度喜马偕尔邦西下喜马拉雅山脉里菲叠层石 (印) A. K. 辛哈 (70)
 印度前寒武纪叠层石和叠层石礁的分布 (西德) W. A. 施尼策尔 (82)
 印度晚前寒武纪叠层石的沉积岩石学和地球化学研究
 (西德) N. K. 斯里瓦斯塔瓦 (89)
 纽芬兰东南康塞普西翁海湾下寒武统博纳维斯塔组藻类化石
 (纽芬兰) A.-ST. 埃德霍恩, M. M. 安德森 (94)
 波兰蔡希斯坦灰岩(上二叠统)中的叠层石
 (波) T. M. 佩里特, T. S. 皮特考斯 (104)
 法门阶泥晶灰岩起因于细菌的可能性 (法) A. F. 莫林, D. 诺埃尔 (112)

绿 藻

- 绒枝藻类的发展史 (南) M. 赫拉克, V. 科汉斯基-德维代, I. 古赛克 (118)
 绒枝藻目化石的分类标准 (法) J. P. 巴苏勒特, P. 贝尼埃, R.
 德洛弗雷, P. 热诺特, M. 雅弗雷佐, A. F. 普瓦格南特, G. 塞贡扎克 (128)

红 藻

- 晚古生代的钙质红藻 (美) J. L. 雷伊 (138)
 中生代的红藻(综述) (法) A. F. 普瓦格南特 (146)
 珊瑚藻科现代种和化石种解剖构造的比较 (法) M. 马修 (156)
 希腊埃维厄岛一种湖相中新世核形石红藻(海索面目)的繁殖周期

.....(法) J. P. 阿道夫 (163)

亲缘关系问题

- 古生代钙藻的亲缘关系问题 (英) R. 赖丁 (165)
托盘海绵类是钙藻但不是绒枝藻类 (西德) S. 里切尔 (174)
论 *Moravamminida* 目和 *Aoujgaliida* 目(多孔动物门强海绵纲)——晚古生代
的“假藻类” (法) H. 泰尔米埃, G. 泰尔米埃, D. 瓦夏德 (176)

生物统计学

- 化石藻类的统计学分析 (西德) H. 措恩 (180)

超微构造

- 某些钙藻的骨骼构造 (西德) G. 弗拉伊斯 (184)

藻类与沉积环境

- 大西洋大陆边缘沉积作用中钙藻的作用 (美) J. D. 米利曼 (189)
咸水和淡水中石面微生物和石内微生物对碳酸盐岩的构成与分解
..... (西德) J. 施奈德 (201)
现代珊瑚藻构筑物中的碳酸盐胶结作用 (瑞典) T. 亚历山德森 (211)
两种产生碳酸盐沉积物的藻类生态研究 (英) D. 鲍森斯 (219)
红藻石的古地理意义——法国和土耳其中新统的一些实例
..... (法) F. 奥斯扎格-斯帕贝尔, A.-F. 普瓦格南特, A. 普瓦松 (226)
日内瓦(瑞士)周围地区下白垩统的钙藻——生物地层和沉积环境
..... (瑞士) M. A. 康拉德 (234)
西西里岛西北部上三叠统帕诺米德碳酸盐台地的藻类与沉积环境和动物组合的
关系 [意] B.
阿巴蒂, K. 卡塔拉诺, B. 达尔根尼奥, P. 迪斯特范诺, R. 里科博诺 (240)
晚古生代底栖钙藻群落的环境模式 (西德) E. 弗吕格尔 (250)
比利时迪南特和那慕尔盆地泥盆纪钙藻 (比) H. H. 齐恩, E. 德里科特 (272)
美国西南部部分地区的某些奥陶纪和志留纪藻类
..... (美) D. F. 图米, D. 莱蒙纳 (278)
西班牙南部早寒武世藻类碳酸盐岩 (西) I. 萨马雷诺 (285)

关于前寒武纪微生物化石的解释*

[美] St. 戈卢比克 E. S. 巴洪

1. 引言

近 20 年来, 前寒武纪硅质岩石中含有微生物化石这个问题已经得到确证。同时, 人们已经认识到这些早期微生物在生物地质化学演化方面的意义, 并有文献表明它们通常与前寒武纪普遍存在的叠层构造有着密切的关系 (Schopf, 1970b; Licari 和 Cloud, 1972)。曾有人正式描述了大量前寒武纪的微生物化石 (Pflug, 1965, 1966; Schopf 和 Blacic, 1971)。根据这些(前寒武纪微生物化石的)描述和分类学上亲缘关系的鉴定, 提出了关于早期进化事件, 如光合作用 (Schopf et al., 1971)、固氮作用 (Cloud, 1974)、真核细胞组织 (Schopf, 1968, 1970b; Cloud et al., 1969) 及性作用 (Schopf 和 Cloud, 1971) 等发生时代的意见。然而, 鉴定微生物化石所运用的这些标准, 在许多情况下尚有疑问, 从而使得现已普遍采用的一些结论仍处在不牢靠的基础上。

对现代形成藻席的蓝藻死后降解作用的研究 (Awramik et al., 1972) 表明, 早期成岩作用可能是化石种类重要形态诱发变异的原因。与被降解的现代微生物的比较, 已经在前寒武纪微生物化石的解释中得到了成功的应用 (Knoll et al., 1975; Knoll 和 Barghoorn, 1975; Golubić 和 Hofmann, 1976)。

为了改进微生物化石鉴定和解释的方法, 现在可以扼要地介绍一下过去应用的和正在继续研究的一些原理和方法: 1. 在类似的现代环境中寻找极其相似的现存种类进行比较; 2. 研究现在自然种群的死后变化和早期成岩作用, 并且实验性地转入研究分类上经过选择的人工培养的单一种群的死后变化和早期成岩作用; 3. 通过研究全新世沉积物中微生物的保存状况, 继之以探求长期的变化; 4. 每当可能时, 要研究整个种群并估量其形态上的变异性, 这种变异性包括细胞分裂方式和群体结构; 5. 为了建立和验证残缺不全的标本的解释标准, 要特别注意少数保存良好的、分类上可提供最完整记录的化石。

在解释微生物化石时, 下列问题看来是很重要的: 1. 微生物化石保存状态怎样? 2. 微生物化石成岩作用的性质、程度及其对形态的影响是什么? 3. 微生物可能在什么条件下保存? 4. 保存过程是怎样选择的? 这种选择是否对微生物化石组合有趋向性, 如果有的话, 那么哪些特殊结构比其它结构有保存更好的可能性?

2. 微生物化石的保存状态

化石组合, 通常是倾向于具有硬体组织和骨架的生物。这种一般性的规律也适用于微小的生物, 如球石藻、硅鞭藻和硅藻。然而, 前寒武纪地层中还没有发现这样的微生物。大多数前寒武纪微生物化石是可以与现存的体质柔软的 (*soft bodied*) 蓝藻及细菌相比

* 原题 “Interpretation of Microbial Fossils with Special Reference to the Precambrian”, 作者 St. Golubic and E. S. Barphoorn.

较的。

人们发现一些著名的微生物化石都埋藏于燧石层中。这些燧石(玉髓)的光学性质使之可能方便地在岩石薄片中进行原位研究，并通过控制氢氟酸的浸渍程度，以保持分离标本的原来状态(Schopf, 1970b)。埋藏于硅岩中的微体化石形态与埋藏于碳酸盐岩中的相比，前者似乎明显地比后者保存得好(Hofmann, 1974)。所保存结构的大小，大多数是从不到1微米至20微米左右，需用高倍、高分辨率的显微镜观察。

在高倍透射光学显微镜(TLM)和入射光学显微镜(ILM)下，结构轮廓通常是清晰的，颜色从黑褐色至红棕色。某些种类显出清晰程度不同的胞外色素，它标志着个体细胞或整个群体的包被和鞘。微生物的原来色素似乎完全消失，并代之以均一的颜色，这不取决于微生物的特性，而取决于保存条件。这种色素似乎是以炭质有机物(干酪根)为依据，可能富集有络合的或矿化的重金属(Pflug, 1967)。

用氢氟酸浸渍出硅质基质所得出的结构，保留其粘着情况和外部特征，并可用扫描电镜(SEM)进行观察(Schopf, 1970a)。在透射电镜(TEM)下，这种结构则成为纤维状、常为疏松的网状和不具详细结构的外部轮廓(Cloud 和 Hagen, 1965; Schopf, 1970a; Cloud 和 Licari, 1972)，或呈现均质扇形轮廓的块体，偶尔有内孔(Oehler, 付印中)。球形似细胞结构的轮廓，当呈集合体填集时，通常融合接触成类似均质的、电子稠密的块体。个体细胞组织所产生的最初的膜状结构，呈网状和融合状，这两者都是在最初成岩的(Oehler, 1976)。正如Pflug(1967)所图示的，至少一些较粗糙的网状物可能是由于基质中的结晶生长所致。

在透射电镜下的高分辨图象，明显地表示出：保存下来的微体化石经受过严重的成岩变化的影响，以致用现存的微生物细胞的超微结构来明确的鉴定和辨别原核和真核结构是很困难的。因此，对现存微生物细胞的早期成岩变化的研究，就可以为微生物化石细胞的解释提供有关的资料。

3. 生物体结构的早期成岩作用

正常的死后情况，一个生物体经过形态和化学分解作用的几个步骤，它包括自溶作用以及各种分解微生物的酶解。这种降解速度，首先取决于生物体的结构性质和组成，特别是细胞壁的结构。

原核生物(蓝藻和细菌)以非常顽强而著称，能调解和适应极端的生活条件。虽然这对类群总体来说是正确的，但在种一级上它们却出现一些差别较大的特化类型，即对环境变化从极其敏感到非常迟钝。海生和淡水浮游的以及长期水下底栖的种类，对降解作用的抵御能力通常是很差的。它们在渗透压和温度稍有变化时就突然分解，保留很少或看不出生物结构。而这个范围的另一种极端的情况是某些潮间带的种类，以及象生活在间歇潮湿的裸露岩石上的种类。这些微生物能够适应屡次完全干燥的时期，并且在它们死后剩下大量的结构残留物。

体质柔软而微小的真核生物，在适应的类型和结构方面也有一种与上述原核生物相似的情况。例如小的鞭毛类就是属于对环境变化非常敏感的生物，在采集的几分钟内就产生爆发性的分解，留下无法辨别的球形原生质小滴。另一种极端的情况是许多单细胞的藻类和真菌及其孢子，它们具有坚硬的由多层的纤维素、几丁质和其它抗解化合物形成

的细胞壁。然而，在结构类型与环境之间的相互关系方面，真核生物比原核生物更不明显。微生物可能成为化石的选择作用(在原核和真核生物中，这种选择作用更偏向于抗解结构)，总是在适于微生物组合生存的环境这样的水平面上进行。某些环境，象某些微生物类群一样，与其它环境相比在化石记录中有更好的反映。

微生物死亡以后，有机质转变成简单的无机化合物，可能需要一种到几种特殊的分解过程。这样的最终结果，是结构完全消失。然而，在自然界这种分解作用既不理想也不完全，它们可以在不同阶段上被抑制、终止或改变，从而保存了选择的物质和相应的形态特征，增加了化石组合种类的变异性。

分解作用本身可以改变微环境和改变分解继续进行的条件。它们可以改变氧化还原电位和 pH 值，进而改变金属和其它元素的可溶性状况。例如一种强烈需氧的分解作用，这种分解作用经常是很充分和完全的，由于耗尽了环境里的氧而成了自身的极限。然后进入了厌氧分解作用的条件，并且一批不同的微生物兴盛起来。然而，有机质的完全厌氧的分解作用需要几个步骤，是由不同的特殊分解以连续程序完成的。这些条件在自然界未必都能遇到，以至厌氧分解作用经常停留在不完全的阶段。当出现极端的情况(例如高盐度，低 pH 值)时，其它环境因素可以进一步限制正在分解的植物群，并且对生物机体结构的保存有重大影响。例如阿布扎比萨布哈卤水底下，保存的蓝藻绿色色素细胞结构已达 8000 年之久 (Golubić, 1973)。在沼泽中保存有机体残骸，这是大家所熟知的。

一般设想，微生物化石化作用的最好条件是早期包埋于矿物基质之中。然而，在软质沉积物中的不完全降解作用，可以延长其中发生矿化的时间，这样就增加了微生物化石化作用的机会。

4. 原核生物组织

现今，人们通常认为生命自起源以来，进化上最重要的阶段是在原核和真核细胞组织之间。同时也已经证明：在整个漫长的前寒武纪，很可能在完全保持机能生态系的真核生物进化之前，原核生物曾统治着地球，在原核生物组织的水平上发展的主要代谢途径和作为生境的地球的重要变化，可能大都起因于这些原核生物。还有，尽管它们的组织是古老和保守的，但其本身的数量就已证明这种组织是非常成功的，并依据原核生物在现代生态系中占据生态小生境的情况，表明了机能生态系的重要性。它们现代代谢类型的多样性远远超过更加复杂和进步的真核生物。

许多早、中前寒武纪的微生物很难与现代的种类相比较，这部分原因是因其简单，但也可能是由于巨大的进化上的间隔。然而，某些中前寒武纪的种类(如贝尔彻 古石囊藻 *Eoentophysalis belcherensis* Hofmann, 19 亿年)和许多晚前寒武纪的种类，都可以容易地与现存的蓝藻类的属相比较 (Schopf, 1968; Licari 和 Cloud, 1972)。推测最初真核生物出现的时候，世界上就已经分布有常见的、至今尚存的原核类型的生物了。

原核和真核细胞组织之间的差别，在现代微生物的超微结构上是很明显的。然而，由于成岩变化的关系，这种方法用于微生物化石却不令人满意，以致使鉴定工作基本上停留在依靠比较外部特征和细胞排列方式的水平上。因此，在能够有把握地认为一个已知的形态是属真核生物之前，首先要检查一下是否属原核生物所产生的各种形态类型，看来是有道理的。

在蓝藻中已达到最进步的原核生物组织，并且在原核生物中形成了相当高的形态上的多样性。作为光合作用的微生物和原始的生产者，它们在营养金字塔中居于基底位置，可以预料它们在古代原核生物的生态系中的丰度，至少比现代的异养生物要高一个数量级。因此，就前寒武纪微生物化石的理想解释模式来说，现代蓝藻则是一种最适当的选择对象。

有人研究了海洋潮间带和浅水藻席中现代微生物死后的降解作用 (Awramik et al., 1972)，在许多方面类似化石叠层石层的一种环境 (Hofmann, 1974; Golubić 和 Hofmann, 1976)。已研究的蓝藻特征是以球形或丝状的细胞结构以及产生一种胞外胶状物质，这种胶状物常常是成层的，并以黄褐色、依赖光的色素着色的。微生物死后容易失水而收缩。在所有研究过的蓝藻中，细胞结构的变形比其胞外包被要大得多。另外，在细胞完全分解后，具有色素沉着的包被还经常继续保存。

在沙克湾（澳大利亚）和波斯湾的现代叠层石中占优势的大石囊藻 *Entophysalis major* Ercegović，表明了许多典型球形蓝藻的收缩模式。由于逐渐收缩，并且这种收缩叠加在细胞分裂周期上，形成一个种类谱（插图 1）。多层次胶质包被包裹的一个球形细胞，由于塌陷而体积减小，产生一个表面平坦（后来内凹）的多面体（插图 1a, I 和 II），进一步收缩使之细胞完全瓦解和实体缩小。在细胞结构完全分解之后，胞外包被经常按其细胞形态保留下（插图 1a, III 和 IV）。假如细胞在分裂期死亡，于两个分离部分的连接处和新形成细胞壁的部位收缩而形成哑铃形（插图 1b, I—III）。但是，由于潮湿的影响，这种变形可以使细胞实体转移到内包被（插图 1b, IV）。如果在细胞分裂后（即细胞壁完全形成之前）立即死亡，细胞可能由于较薄弱一边的反折而呈现不对称的坍陷，产生一个侧面观为半月形的凹凸体（插图 1c, I—III）。在另外的情况下，它还可能继续类型 b 的变形，产生一种珍珠状体（插图 1d, I—III）。但在各种情况下，外面的包被则都很少变形（插图 1, 纵列 IV）。

在细胞内容物和胞外物质之间，密度差越大，收缩就越强，它以渗透敏感的质膜为界。

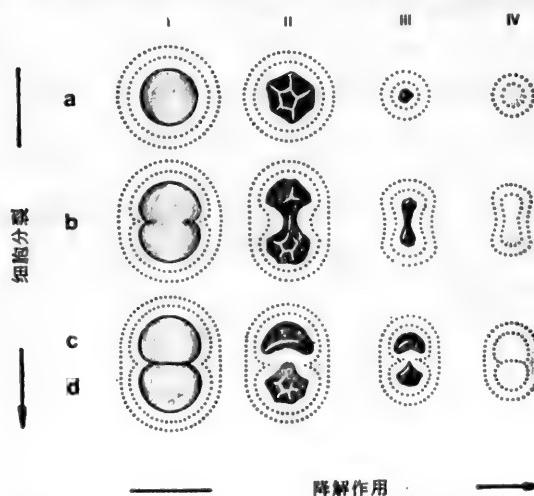


插图 1 进行降解并且这种降解叠加在分裂周期上的一个球形蓝藻（石囊藻 *Entophysalis*）的早期成岩作用，呈四个收缩序列（a—d），纵列 IV 只有空的包被。

这些细胞壁层似乎紧贴质膜，并且随着细胞内容物的变形与瓦解而产生许多皱纹。然而，外面的包被层在密度相近的区域，则界限消失。它们由于失水，就象泄了气的皮球那样均匀地收缩。只有最里面的包被由瓦解的细胞所充满（图版 I, 图 1, 3 和 11，箭头指处）。在现代的石囊藻属 *Entophysalis* 中发现的各种收缩形态（图版 I, 图 1, 3），已在中前寒武纪的贝尔彻古石囊藻 *Eoentophysalis belcherensis* Hofmann 中被识别出来（Golubić 和 Hofmann, 1976）。图版 I 中的图 1 和 11，分别用箭头标出可以比较的哑铃形收缩形态的各种情况。在许多前寒武纪的种类中发现了（图版 I, 图 12）与人工培养的膨胀色球藻 *Chroococcus turgidus* (Kützing) Naegeli (图版 I, 图 2) 收缩形态相似的情形（Knoll 和 Barghoorn, 1975）。

整个群体（细胞群）形态取决于细胞分裂序列及其随后在有些内聚的胶状衬质中排列的情况。以这样群体结构为特征的现代真核生物，为解释微生物化石提供了启示性的比较资料。

石囊藻属 *Entophysalis* 明显地分裂成三个成正交的面，形成立体的包裹。由于在共同的胶质包被里的移位和密集，产生了这种模式的变异体（Golubić, 1976a）。在以三个垂直面分裂的一些蓝藻中，下列的密集形态是常见的——四面体形的四分体群系和多面体的填集。细胞两次分裂后，产生的四个细胞通常成板状排列。在三次分裂后形成 8 个细胞的三度立体排列，如蓝藻中的立方藻属 *Eucapsis* (插图 2a)。Licari 和 Cloud (1972) 在澳大利亚 16 亿年的安乐溪组 (Paradise Creek formation) 的硅化叠层石中发现了一种类似的种类。然而，在大量的具有紧密包被的色球藻属 *Chroococcus* 的一些种中，第二次分裂后的四个细胞经常发生移位，结果使这种包裹达到最小的面积与体积比——形成一个四面体形的四分体。这种机械的“转动”，可以解释为该分裂面旋转一半与另一分裂面成 90°，随后细胞沿旋转轴结合在一起（插图 2b）。在澳大利亚 9 亿年的苦泉组中发现了一些四面体形的四分体，将其定为帝王古四边藻 *Eotetrahedron princeps* Schopf et Blacic，推测是一种以减数分裂和有性生殖为特征的真核生物（图版 I, 图 13）。Knoll 和 Barghoorn (1975) 按照色球藻属 *Chroococcus* 现存种类的细胞分裂和密集模式，把这些四分体解释成原核生物。在化石群中存在有三分体而支持了这种解释，因为减数分裂是同步的。

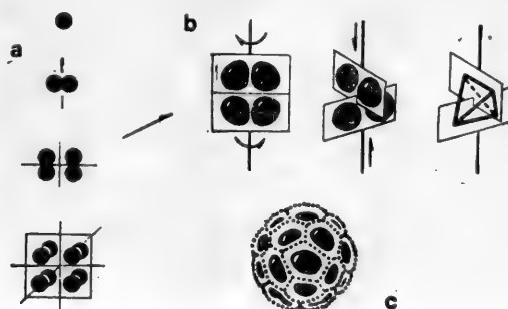
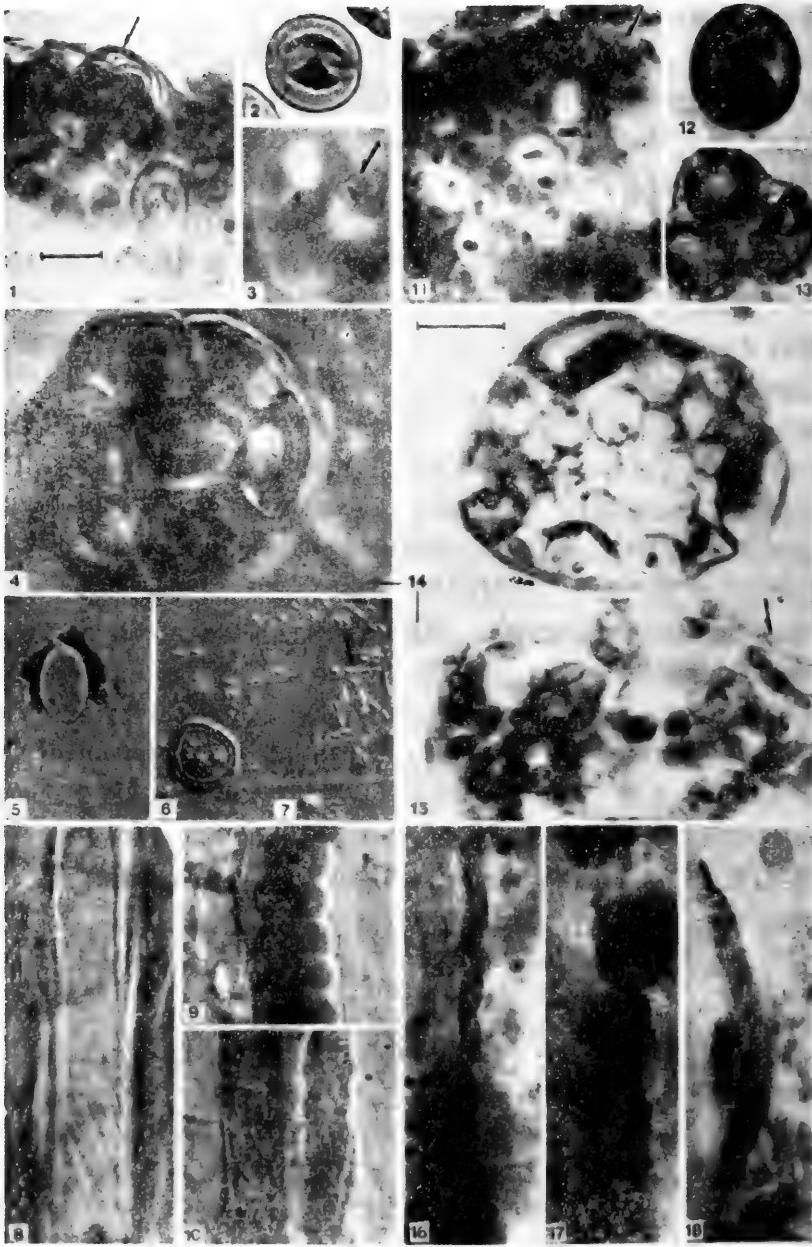


插图 2a—c 球形蓝藻的三度细胞分裂

- (a) 连续三次分裂，结果 8 个细胞形成立体排列（立方藻属 *Eucapsis*）；
- (b) 两次分裂后四个细胞机械的重新排列，在密集的情况下形成一个四面体（色球藻属 *Chroococcus*）；
- (c) 在一个紧密的细胞集合体里的多面体包被填集（粘球藻属 *Gloeocapsa*）。



图版I

图 版 I

经选择的现代微生物(左,图 1—10)和前寒武纪微生物化石(右,图 11—18)之间的比较。线条比例尺长为 10 微米。图 14 中的线条比例尺代表图 1, 14 和 15; 图 1 中的线条比例尺代表其余全部显微照片。

左: 现代微生物

图 1. 波斯湾阿布扎比潮间带下部的大石囊藻 *Entophysalis major* Ercegovic, 具色素的群体表面; 箭头指处是一个分裂细胞的哑铃形收缩体及其包被。

图 2. 人工培养的膨胀色球藻 *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Naeg., 分裂细胞的不同收缩体。

图 3. 大石囊藻 *Entophysalis major* 收缩细胞的四面体排列, 第四个细胞位于后面; 箭头指处是变形的内包被。

图 4. 巴哈马的安的列斯群岛潮间带藻席的粘杆藻(未定种) *Gloeotheca* sp. 个体包被的多面体填集。

图 5. 在卵胞藻(未定种) *Cocconeis* sp. (无柄硅藻) 细胞分泌物中的铁堆积。

图 6. 一个绿藻包被中的铁堆积。

图 7. 在一个平面上分裂的无柄细菌(杆菌)。

图 5—7 采自美国马萨诸塞州布扎德(Buzzard)湾一个裸露滑坡 3 米深的泥水界面上。

图 8. 河口鞘丝藻 *Lyngbya aestuaria* (Mert.) Liebm. 形成的左旋鞘。

图 9. 巴哈马的安的列斯岛潮间带的一种海相具有歧散状鞘结构的伪枝藻属 *Scytonema* 的膨胀细胞。

图 10. 具有歧散状鞘的伪枝藻属 *Scytonema* (与图版 I 图 9 相同)的两极分化的收缩。

右: 微生物化石

图 11, 14, 15 采自加拿大贝尔彻岛组(19 亿年);图 12, 13, 16—18 采自澳大利亚苦泉组(9 亿年)。

图 11. 贝尔彻古石囊藻 *Eoentophysalis belcherensis* Hofmann, 一些以多面体包被包裹的各种不同分裂状态的收缩细胞。箭头指处是一个分裂细胞的哑铃形收缩和它的包被(比较图版 I 图 1, 4 和插图 1b)。

图 12. 小型古对藻 *Eozygion minutum* Schopf et Blacik, 分裂细胞的不同收缩情况(比较图版图 2 和插图 1c, d)。

图 13. 帝王古四边藻 *Eotetrahedron princeps* Schopf (比较图版 I 图 3 及插图 2b)。

图 14. 贝尔彻古石囊藻 *Eoentophysalis belcherensis*, 分裂的具有多面体填集结构的群体(比较图版 I 图 4 和插图 1c)。

图 15. 摩尔古聚球藻 *Eosynechococcus moorei* Hofmann, 左边是细胞螺旋形填集而成的一个集合体;箭头指处是一个线性分裂的细胞系列。

图 16. 澳大利亚缠丝藻 *Heliconema australicense* Schopf, 似带状的螺旋结构, 可能是颤藻类的鞘(比较图版 I 图 8 和插图 5a)。

图 17. 巴洪古鞘丝藻 *Palaeolyngbya barghoorniana* Schopf, 分离的藻丝细胞(比较图版 I 图 8, 9)。

图 18. *Candidulophycus rivularioids* Schopf, 膨胀的藻丝细胞末端变细, 可能是局部收缩的缘故。

多面体填集的形态，取决于在一个密封的共同包被里大量细胞或细胞包被互相填集的密度(插图 2c)。它在现代蓝藻(图版 I, 图 4)和前寒武纪化石中(图版 I, 图 14)都是常见的。前寒武纪的古石囊藻属 *Eoentophysalis* (Hofmann, 1976)，古宽球藻属 *Palaeopleurocapsa* (Knoll et al., 1975) 等中观察到的填集现象与现代的粘球藻属 *Gloeocapsa*，粘杆藻属 *Gloeotheca*，以及石囊藻属 *Entophysalis* (色球藻目)和蓝枝藻属 *Hyella*，宽球藻属 *Pleurocapsa* 及异球藻属 *Xenococcus* (宽球藻目)中的填集现象相似。

在两个平面上分裂的蓝藻中，多次分裂的正常序列是一种平板状群体，此平板状群体是借助胞外的胶状物质粘在一起的(插图 3a, b)，如在平裂藻属 *Merismopedia* However 中，两度的细胞分裂伴随有单向的凝胶产物(垂直于这些分裂)，这可能导致形成空心球形的群体，如束球藻属 *Gomphosphaeria* 和腔球藻属 *Coelosphaerium*。从加拿大冈弗林特铁组获得的中前寒武纪化石泰勒古球藻 *Eosphaera tyleri* Barghoorn (Barghoorn 和 Tyley, 1965) 的最近解释——Kaźmierczak (1975) 认为可能是一种具有周围细胞排列的空心球，它可以与古代和现生的真核生物团藻科 *Volvocaceae* 相比较。这里值得注意的是，在球形原核生物的水平上也已经达到了空心球形态。

球形蓝藻的几个属和细菌中的杆菌，是以细胞在一个平面上分裂繁殖的。假如细胞在每次分裂之后不分散的话，这种正常的结果是形成一个细胞系列(插图 4a)。这是拓殖稳定培养基的现代细菌的情况(图版 I, 图 7, 箭头指处)。有人还描述了采自中前寒武系贝尔彻岛组的摩尔古聚球藻 *Eosynechococcus moorei* (Hofmann, 1976) (图版 I, 图 15, 箭头指处)。现代蓝藻的聚球藻属 *Synechococcus*，当在琼脂培养基上生长时就产生这样的系列；在自然界里，它通常是分散的。螺旋群体和球形聚合体(插图 4b)存在于有胞外胶状包被的属——隐杆藻属 *Aphanothece* 和粘杆藻属 *Gloeotheca* 中(图版 I, 图 4)。在古聚球藻属 *Eosynechococcus* 中则显示出群体的开始(图版 I, 图 15, 左)。

丝状蓝藻的藻丝群系，基本上是基于线性细胞分裂。真正的藻丝分支——它存在于最进步的种类(真枝藻类)——是由于分裂平面的变化引起的(Golubić, 1976)。丝状蓝

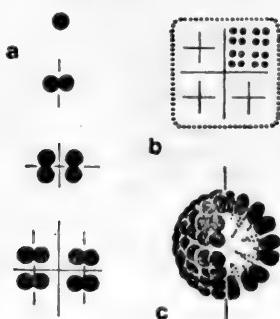


插图 3a—c 球形蓝藻的两度细胞分裂

- (a) 连续三次分裂，结果 8 个细胞形成平板状排列；
- (b) 64 个细胞的平板状群体(平裂藻属 *Merismopedia*)；
- (c) 由于两度细胞分裂并当产生单向、向心的凝胶产物连接时，形成空心球形的群体(束球藻属 *Gomphosphaeria*)。

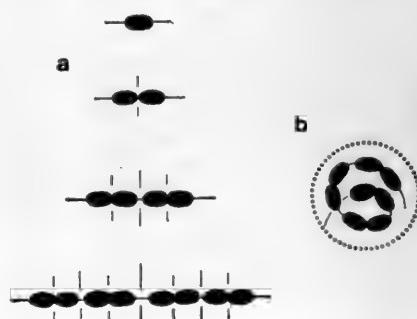


插图 4a, b 球形蓝藻的线性细胞分裂

- (a) 连续三次分裂产生一个细胞系列 (聚球藻属 *Synechococcus*)；
- (b) 在胞外有凝胶存在的情况下，一个分裂轴的螺旋变形产生的球形群体 (隐杆藻属 *Aphanothece*)。

藻死后的细胞降解和收缩形态在许多方面也是一些科、属的特点，并且在现代藻席群落里都可以观察到，它们球形的成员边挨边地靠在一起。

在颤藻科 *Oscillatoriaceae* 里，基本的细胞形状为圆柱形，在它圆形的基部与相邻的细胞相连。圆筒形细胞的收缩情况，按照 Thompson (1917) 描述的一种模式，由收缩而形成线轴状或鱼脊椎状的群体。通常在收缩的同时，细胞彼此分离(插图 5a, I—III)。在丝状的蓝藻中，胞外胶状包被通常被称作“鞘”。如在球形的种类里，它们有较高的抗解能力，并且变形也比这些圆柱形细胞小。另外，丝状蓝藻具有能滑出鞘外而形成新藻的能力。这种习性对营造叠层石是非常适合的。作为一种推论，可以预料丝状蓝藻的鞘比起细胞结构来，在沉积物里既有较高化石化可能性，也有较多的产出率。所以，有可能大多数不具隔膜的前寒武纪丝状种类，事实上是蓝藻的空鞘 (Schopf, 1968)，而不是真菌和管状蓝藻。

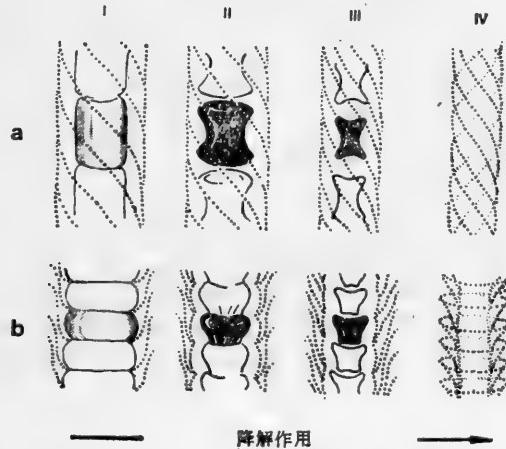


插图 5a, b 丝状蓝藻的早期降解

- (a) 一种颤藻科的种类(鞘丝藻属 *Lyngbya*) 的降解：细胞收缩成线轴状，鞘是一种前进的螺旋形(螺丝钉状)；
(b) 一种伪枝藻科的种类(伪枝藻属 *Scytonema*) 的降解：细胞收缩成脊椎形、截锥形的系列，鞘是由套入的漏斗形单位组成。

颤藻科 *Oscillatoriaceae* 绝大多数成员的滑移运动是一种前进的螺旋(螺钉)形，右旋的和左旋的两者都有，并代表一种遗传学上的不变性。鞘以同样的方式形成，在死的和化石材料上都可以识别出滑移类型(插图 5a, IV)。图版 I, 图 8 表明采自西德威廉港附近梅卢思 (Melurn) 岛藻席的现生的河口鞘丝藻 *Lyngbya aestuaria* (Mertens) Lieberman 的鞘结构。澳大利亚缠丝藻 *Heliconema australiense* Schopf 显示出一种似带状的螺旋，可能代表颤藻科中比较细的类型的鞘 (Schopf, 1968) (图版 I, 图 16)。

伪枝藻科 *Scytonemataceae* 包括结实而厚鞘的异胞蓝藻。这些鞘从来不作螺旋式包裹，但经常是分叉的，鞘是由连续产生的漏斗形的细胞组成，这些漏斗互相套叠 (插图 5b)。这种鞘由于两极分化的不对称而揭示了丝状的生长方向，并且表明已经产生的单个漏斗形的细胞结构。只有在这些细胞发生了收缩之后，才显出这样的不对称，即一个最初为双面凸的膨胀柱形细胞出现较小的基部向下的圆锥形变形(插图 5b, I—III)。人们在晚前寒武纪多节褐毛藻 *Halytrix nodosa* Schopf 中发现收缩的细胞有类似的不对称

(Schopf, 1968, 图版 77, 图 7)。还发现了保存在白垩纪碳酸盐岩里的分离的伪枝藻属 *Scytonema* 的鞘(插图 5b, IV), 并被描述为 *Aeolisaccus kotori* Radoicic (De Castro, 1975)。

收缩未必涉及到群系的全部细胞, 图版 I 图 14 就显示了收缩的不同程度。同一藻丝的各部分, 通常是尾部出现较强烈的收缩(在现代的水鞘藻属 *Hydrocoleum* 和微鞘藻属 *Microcoleus* 中就是这种情况), 以至藻丝出现逐渐变细的情况。来自苦泉组的被描述成一种可能是胶须藻科的 *Caudiculophycus* Schopf (1968) (图版 I, 图 18), 一些逐渐变细的藻丝可以很好地表示末端收缩, 因为变细的细胞没有显示出现代胶须藻科 *Rivulariaceae* 的拉长类型。在这种藻丝上的其它细胞, 以及巴洪古鞘颤藻 *Palaeolyngbya barghoorniana* Schopf (1968) (图版 I, 图 17) 的那些细胞, 表明了在化石化时的一种膨胀的状态, 而缺乏收缩变形。然而, 其中的某些细胞正在从藻丝上分离, 这是在现代河口鞘丝藻 *Lyngbya aestuarii* 中经常能观察到的一种现象。某些现代蓝藻(假鱼腥藻属 *Pseudanabaena*) 的降解可能是“爆炸性”的: 藻丝中的单个细胞在体积上增大, 并且有时破裂。在化石种类中发现的这样加大细胞, 一直被解释为可能的异形胞, 并且它们的出现是与脱氮作用相关联的 (Licari 和 Cloud, 1972)。然而, 还发现了确凿的前寒武纪孢囊 (Cloud et al., 1969) 或异形胞。

5. 结论

现代细胞结构的早期成岩作用, 在形态上将发生明显的改变, 并且结构的体积也随之减少。同样, 这可能适用于微生物化石。微生物化石保存的状态似乎也确证了这种假定。这种情况, 使之辨认微生物化石及其分类上的亲缘关系, 以及识别作为辅助判断标志的细胞来说都受到限制。

为了与瓦解的细胞结构相比较, 观察蓝藻胞外包被和鞘保存的情况是特别重要的。以球形、似细胞轮廓、内具有小颗粒为特征的微生物化石, 目前被认为是单或复包被之内的原核细胞收缩, 而不是真核细胞里核的剩余物或一些细胞器。这并不意味所有前寒武纪微生物都被认为是原核细胞, 而却意味在化石记录中原核和真核细胞之间区别可能比以前所预料的还要困难。

前寒武纪真核生物的一种非常有说服力的解释, 是关于 *Glenobotrydion aenigmatum* Schopf 透射电镜观察的著作, 作为一种真核生物的球形细胞, 保存有胞内膜的残留物和一个残余的淀粉核体 (Oehler, 在付印中)。尽管这种结论得到一些细微特征的支持, 如边缘颗粒的位置及其不导电性、组成细胞轮廓的结构与其内膜的结构的截然不同性质等, 然而, 它仍然是不明确的。因为原核和真核细胞都具有可以显示类似不导电的内容物, 都有胞内膜结构(如类囊体), 同时也都可以有胞外胶质包被。一个真核细胞的独有特征——双重膜里具有胞内细胞的填集, 在化石中证实是不可能的。人们对真核微生物的降解和早期成岩作用的情况了解得不多, 虽然真核生物的存在是无疑的, 但是我们关于显生宙微生物化石方面的知识还是十分微薄的。

虽然胞外产物的金属螯合作用 (Sorensen 和 Conover, 1962; Walsby, 1974) 是可靠的, 但对细胞包被优先保存的原因是不清楚的。利用电子探针 (ARL-EMX-SM 型), 在现代伪枝藻属 *Scytonema* 的鞘中发现多斑状铁的富集, 干重达 10% (M. Tarkian,

私人通讯)。在低 Eh 值和低 pH 值的环境中,位于原核和真核生物的光合作用细胞周围,经常观察到同样的三价铁混合物,这种环境里的铁以一种可溶状态而特别有价值(图版 I, 图 5,6)。

另一方面,人们已发现重金属成了微生物化石的一小部分(Pflug, 1967)。这些观察结果认为,由于各种金属的铸型和混合,可能是大量微生物化石得以保存的原因,或者由于金属的铸型和混合作用而使其坚固。

鉴于只限于可以得到的结构特征,微生物化石与化学化石和矿物学现象相混淆是可能的(Pflug, 1967)。细胞组织,特别是细胞分裂,是微生物化石与非生命的化石化物质相区别的显著特征之一。在不同的微生物类群里,细胞分裂模式的变化是进化的。我们曾试图说明这些细胞分裂和产生的群体结构是微生物化石识别和鉴定的一种有用工具。

微生物化石的各种新解释和说明,引起了对所推定的前寒武纪生物分类单元之大量描述的重新考虑。目前,对微生物化石鉴定及与现代相似种类比较,几乎总是限制在作为许多生物鉴定标准之一的形态学方面,因此,对于有关生物机能的一些结论和古代微生物的多样性,都必须谨慎地来对待这些考虑。

〔石永泰·译〕

参 考 文 献

- Awramik, S.M., Golubić, S., Barghoorn, E.S.:** Blue-green algal cell degradation and its implication for the fossil record. *Geol. Soc. Am., Abstr. Programs* **4** (7), 438 (1972).
- Barghoorn, E.S., Tyler, S.A.:** Microorganisms from the Gunflint chert. *Science*, N.Y. **147**, 563–577 (1965).
- Cloud, P.E. Jr.:** Evolution of ecosystems. *Am. Scientist* **62**, 54–66 (1974).
- Cloud, P.E. Jr., Hagen, H.:** Electron microscopy of the Gunflint microflora: preliminary results. *Proc. Natl. Acad. Sci. US* **54**, 1–6 (1965).
- Cloud, P.E. Jr., Licari, G.R.:** Ultrastructure and geologic relations of some two-aeon old nostocacean algae from northeastern Minnesota. *Am. J. Sci.* **272**, 138–149 (1972).
- Cloud, P.E. Jr., Licari, G.R., Wright, L.A., Troxel, B.W.:** Proterozoic eucaryotes from eastern California. *Proc. Natl. Acad. Sci. US* **62**, 623–631 (1969).
- De Castro, P.:** Osservazioni su *Aeolisaccus kotori* Radoicic, 1959 (Cyanoschizophyta). *Boll. Soc. Natur. in Napoli* **84**, 1–44 (1975).
- Golubić, S.:** The relationship between blue-green algae and carbonate deposits. In: *The Biology of Blue-green Algae*. Carr, N.G., Whitton, B.A. (eds.). Oxford–London–Edinburgh–Melbourne: Blackwell Scientific Publications, 1973, pp. 434–472.
- Golubić, S.:** Organisms that build stromatolites. In: *Stromatolites*. Walter, M.R. (ed.). Amsterdam: Elsevier Publ. Co., 1976a, pp. 113–129.
- Golubić, S.:** Taxonomy of extant stromatolite-building cyanophytes. In: *Stromatolites*. Walter, M.R. (ed.). Amsterdam: Elsevier Publ. Co., 1976b, pp. 127–140.
- Golubić, S., Hofmann, H.J.:** Comparison of Holocene and mid-Precambrian Entophysalidaceae (Cyanophyta) in stromatolitic algal mats: cell division and degradation. *J. Paleontol.* **50**, 1074–1082 (1976).
- Hofmann, H.J.:** Mid-Precambrian prokaryotes (?) from the Belcher Islands, Canada. *Nature* **249**, 87–88 (1974).
- Hofmann, H.J.:** Precambrian microflora, Belcher Islands, Canada: significance and systematics. *J. Paleontol.* **50**, 1040–1074 (1976).
- Każmierczak, J.:** Colonial Volvocales (Chlorophyta) from the Upper Devonian of Poland and their palaeoenvironmental significance. *Acta Palaeont. Pol.* **20**, 73–85 (1975).
- Knoll, A.H., Barghoorn, E.S.:** Precambrian eukaryotic organisms: a reassessment of the evidence. *Science*, N.Y. **190**, 52–54 (1975).
- Knoll, A.H., Barghoorn, E.S., Golubić, S.:** *Palaeopleurocapsa wopfnerii* gen. et sp. nov.: A late Precambrian alga and its modern counterpart. *Proc. Natl. Acad. Sci. US* **72**, 2488–2492 (1975).
- Licari, G.R., Cloud, P.E. Jr.:** Prokaryotic algae associated with Australian Proterozoic stromatolites. *Proc. Natl. Acad. Sci. US* **69**, 2500–2504 (1972).
- Oehler, D.Z.:** Transmission electron microscopy of organic microfossils from the late Precambrian Bitter Springs Formation of Australia: Techniques and survey of preserved ultrastructure. *J. Paleontol.* **50**, 90–106 (1976).
- Oehler, D.Z.:** Pyrenoid-like structures in late Precambrian algae from the Bitter Springs Formation of Australia. *J. Paleontol.*, in press.
- Pflug, H.D.:** Organische Reste aus der Belt-Serie (Algonkium) von Nordamerika. *Paläontol. Z.* **39**, 10–25 (1965).
- Pflug, H.D.:** Einige Reste niederer Pflanzen aus dem Algonkium. *Palaeontographica* **117B**, 59–74 (1966).
- Pflug, H.D.:** Structured organic remains from the Fig Tree Series (Precambrian) of the Barberton Mountain Land (South Africa). *Rev. Palaeobot. Palynol.* **5**, 9–29 (1967).
- Schopf, J.W.:** Microflora of the Bitter Springs Formation, Late Precambrian, Central Australia. *J. Paleontol.* **42**, 651–688 (1968).
- Schopf, J.W.:** Electron microscopy of organically preserved Precambrian microorganisms. *J. Paleontol.* **44**, 1–6 (1970a).
- Schopf, J.W.:** Precambrian micro-organisms and evolutionary events prior to the origin of vascular plants. *Biol. Rev.* **45**, 319–352 (1970b).
- Schopf, J.W., Blacic, J.M.:** New microorganisms from the Bitter Springs Formation (Late Precambrian) of the North-Central Amadeus Basin, Australia. *J. Paleontol.* **45**, 925–960 (1971).
- Schopf, J.W., Oehler, D.Z., Horodyski, J., Kvenvolden, K.A.:** Biogenicity and significance of the oldest-known stromatolites. *J. Paleontol.* **45**, 477–485 (1971).
- Sorensen, L.O., Conover, J.T.:** Algal mat communities of *Lyngbya conervoides* (C. Agardh) Gomont. *Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, Publ.* **8**, 237–249 (1962).
- Thompson, D.W.:** On Growth and Form. 793 pp. Cambridge: Univ. Press 1917.
- Walsby, A.E.:** The extracellular products of *Anabaena cylindrica* Lem. I. Isolation of a macromolecular pigment-peptide complex and other components. *Brit. Phycol. J.* **9**, 371–381 (1974).

叠层石性质和生态意义概念的发展*

[比] Cl. 蒙 蒂

1. Walcott 以前的时期

(1) 概論

围绕贝壳和木屑等周期生长的藻类壳层,形成了卵形至圆柱形的、具有薄纹层的钙质结核,德国作者通常把这种结核叫做“木乃伊”(“Muien”) (Pia, 1933; Rutte, 1953)。当核心是个蜗牛时,人们更确切地称这些沉积物为“蜗牛石”(Schmidle, 1910)或“蛞蝓砂”(Baumann, 1911)。这些淡水的沉积构造使我们回忆起一件与叠层石相关物的最初描述:远在1949年,Borel研究了现在已知道是始新世“卡斯特尔灰岩”组(法国)具纹层的钙质结核,当时称它们为“爱美神石”(“Priapolithes”)。顾名思义,Borel对藻类构造提供了已往文献中从未有过的最好的描绘。一个多世纪后,文献上仍保留了爱美神石这个名称,并给它下了定义(伯纳德化石词典,1763,486页)。这些新生代的淡水沉积物,在19和20世纪的法国和德国文献中经常提到。可是,人们丢弃了“爱美神石”这个术语,在20世纪初的地质文献中它似乎就没有再出现过,而被“结核”、“球”、“圆丘”、“球状物”、“饼状物”和“球状体”等名词所代替。从开始起,通常就将它们当作沉积学研究的对象,虽然它们附属于Pia的核形石“Oncolilhi”(1927,37页),即与叠层石极相似的无固定形态的构造,但这些新生代结核一个也没有得到象较老的核形石那样的分类名称,如 *Pycnostroma*, *Osagia* 等。

1825年,Steel首次明确地报道了纽约萨拉托加泉附近上寒武统岩石中、后来称为叠层石的具有纹层的钙质体。但是,直至1883年James Hall对它们重新详细研究并查明其生物学上的成因为止,它们一直是成因不明的地质体。他描述并反复阐明了这些被称为 *Cryptozoon proliferum* 礁的营造者。在欧洲,Naumann(1862)首次报道了Kalkowsky的中生代部分材料,称之为连接的同心壳状构造,在哈次地区把这些构造称为人所共知的“杯状岩”(杯形或碗形岩石,因为经过变化,这些岩石能够分成连续堆叠的可当盘子使用的半球体)。

鉴于研究兴趣和所获得的类似构造的增加,对寒武纪和前寒武纪岩石中采集的各种叠层石,采用林奈命名法给予命名是必要的。例如Matthew不久也照着Hall的样子,将Bailey和Matthew先前报道(1872)的首批前寒武纪叠层石给予命名(1890 a,b)。他最初称它们为 *Eozoon*,后来改称为 *Archeozoon acadiense* (gen. et sp. nov.) (1890b, 67页)。

但人们对这些化石的成因仍然纷纷猜测:Hall(1847, 5页; 1883)、Kalkowsky

* 原题“Evolving Concepts on the Nature and the Ecological Significance of Stromatolites”,作者Cl. Monty。

(1908, 124页)及一些深信它们可能与地衣、粘菌或甚至与红藻有关的学者都认为它们是“海生植物”。另一方面, Matthew (1890a, b) 和 Gürich (1906) 认为它们是原生动物, 而 Steinman (1911)、Seely (1906, 171页) 和 Grabau (卷1, 46页)则认为它们与层孔虫有关。最后, 许多地质学家声称叠层石是无机的结核: Reis (1908) 认为它们有点象鲕石; Linck (1909) 将它们与卡斯贝德 (Karlsbad) 洞穴中找到的结核进行比较。而 Voss (1928) 将它们解释为形成深度大于鲕石的海生泉华。

(2) Gürich 和海绵状层虫类 (Spongiostromids)

在1906年, Gürich 出版了一本有关纹层状结壳生物很详细的岩相学著作, 这些结壳生物在比利时的中、上韦宪阶碳酸盐岩中是相当普遍的 (Monty, 1963)。比利时地质学家将这些化石鉴定为层孔虫, 但 Gürich 认为它们既不可能是水螅纲的任何一类, 也不是海绵和藻类, 而是原生动物来加以反驳。因为这些化石有一种独特的由疏、密纹层交替组成的分层组织, 在薄片中时常貌似“海绵状”。他建立了一个原生动物新目—Spongiostromaceae, 此目仅有 Spongiostromidae 一个科。他对此目有如下一段介绍 (Gürich, 1906, 7页): “……我在各种各样的薄片中发现的无可怀疑的关系表明, 我们所讨论的是一个结壳生物化石的科。按照该科的典型属及这一类中所有种类的显著特征, 我将此科称为 Spongiostromidae”。他所进行的叠层石微构造的系统研究, 可能是最早的, 他把它们分为颗粒状的、蠕虫状的、结核状的(小球粒状的)、有气泡的、多孔的、含杆菌的、弯曲的构造等, 并以此来作为5个属14个种的划分特征。这方面的内容在 Rothpletz (1913), Pia (1929) 和 Johnson (1961) 的文献中已作了详述。但不管如何宣扬, 海绵状层虫一词并没有得到地质学家的赞同。原因可能在于 Gürich 既没有描述, 也没有图示海绵状层虫的生长形态和野外产状, 而仅限于一些表现微构造的插图。这种有几分虚构的化石并没有吸引野外地质学家, 他们显然感到把海绵状层虫归于 Kalkowsky 的叠层石比较保险, 因为后者已清楚地描述和阐明了它们的全部特征和形态变化。

(3) Kalkowsky 究竟说了什么

在现代文献中, 都把 Kalkowsky 引证为叠层石一词的创始人。但 Hofmann (1973, 341页)可能是让我们注意以下事实的唯一现代作者——他认为 Kalkowsky 实际上确定了两个词: 叠层石 (stromatolites) 和叠层纹 (stromatoids)。可是, 如下所述, Hofmann 误解了 Kalkowsky 的意思, 当时他写道 (Hofmann, 1973): “可是, 他将(叠层石)术语用来代表整个层(生物岩礁、生物层), 而用‘叠层纹’一词代表现代文献中归于叠层石的个体……”。虽然, Kalkowsky 的德语有时有点难懂, 我相信他的成就不仅限于创造一个名称。因此, 我认为对他1908年的文章进行简短的回顾可能是有益的。

Kalkowsky 的主要贡献之一, 除解释叠层石的微生物成因外, 就是把从水平伸展的层状堆积到单个柱体及各种形态的纹层体都统一在叠层石名称之下。他根据微细构造和成因把叠层石从鲕石—豆石类型中分出, 它们在野外是密切共生的。

Kalkowsky 的叠层石是什么? 现引述如下 (68页, §3): “新的名称——叠层石适用于具有特殊构造的和特殊结构模式的灰岩体, 这些灰岩体与德国北部斑砂岩统的鱼卵石共生”。他还说 (69页): “叠层石名称系指显示薄的、多少成面的、分层构造的灰岩体, 而与鲕粒的同心结构不同”。这些“凸起的分层构造(……)在风化面上显露得特别

明显……”(102页，67节)。“叠层石以较大的体积为特征，而鲕状岩最显著的特点是(基本的)鲕石的形态。如果说鲕状岩总是由鲕石和固结鲕石的胶结物组成的，则在叠层石建造中，他生成分、鲕石和晶石起不到任何重要作用。真正叠层石和叠层石岩的必不可少的组分是薄的、多少成面的、具有特殊构造的碳酸盐岩层”(101页，65节)。与此相应，Kalkowsky 通过描述今天我们称为 *stratifera* 或隐生藻纹层岩，介绍了这个问题。可是，在他 11 页 84 节，在“露着的叠层石头”(株状)的标题下，他扩大了范畴：“这些(叠层石)不仅能呈简单规则和侧向连接的堤状物出现，而且呈较孤立的块体出现，即高出周围的沉积层，至少上半段露出完全分开的头。应当将它们简明地称为‘露着的 叠层石头’。它们的生长形态可以是块状的，分叉的，柱状的，花椰菜状的等……。在多数情况下，叠层石在下伏鲕状岩的隆起部位开始生长。这些凸起的上部表面首先生长叠层石层的壳层，继续生长后，分化出上述的各种形态”。就叠层石生长模式而言，他写道(117页，86节)：“叠层石的特殊构造(单独较厚的层)表明，叠层石有周期性的生长，即它有‘生长周期’。例如，一个层中的短分枝在同一时期终止和死亡，但遗留下足够的微生物，使得一个新层终于以另一结构模式再次开始生长。不仅大的单个的叠层石构造是这样，而且小的结核以及平展状态的叠层石也是如此。”

叠层纹 Kalkowsky 提出以下的叠层纹概念(101页，65节)：“叠层石通常缺少营造成鲕石的生物所产生的个体化习性，这种习性的特点是形成四周封闭的适当形态；然而，这些薄的具有特殊构造的碳酸盐岩层(纹层)在这里可以采用叠层纹的术语。同样的道理，在成因上它们的生物营造成者似乎与鲕石的营造成者有亲缘关系”。由此可见，叠层纹一词应指组成叠层石的纹层，而不是象 Hofmann 理解的那样，指的是叠层石头。让我们尝试着解释 Kalkowsky 的逻辑。一个鲕石是由同心球状层或壳形成的一个封闭结构，而一个叠层纹则是由有点平展状或半球层堆积体构成的一个开放结构。用他的显示鲕石生长在一个叠层纹之上的图版 6 图 1 上部，可以恰当地解释上述概念。因此，鲕石的聚集将产生鲕状岩，而叠层纹的堆积将产生叠层石。这样，叠层石术语指的是最后形成的构造，在层状沉积中这种构造是一个层，在分开的个体中是各种形状的头；而叠层纹指的是构成叠层石的成分，即纹层系统。我认为他所说的叠层纹不是别的，而是我们所称的一个纹层状的藻席。这就是 Kalkowsky 没有标明两类构造之间的大小界限(从一个叠层纹过渡到一个叠层石需要多少纹层)的原因。下列引语可以说明这一点：界限确定的叠层石堤状物能达 1.2 米厚，“或是由纯粹的叠层石纹层组成，或者是由厚或薄的夹有少量矿囊、鲕石和数量不等的岩屑的许多薄层的叠层纹层组成”(113, 114 页, 84 节)。在别处(112 页, 79 节)他报道了“仅由叠层纹层构成的 1 毫米厚的叠层石层附生在”鲕状凸起之上(波纹?)。在叙述我们现在称为微构造的叠层纹的特征时，他说(103 页, 67 节)：“叠层纹的分层构造(不仅包括所有可能由其它因素造成的叠层石的分层构造)能在光面和薄片上识别……”。这些论述是十分正确的，作为叠层石的纹层状结构首先是藻席相(叠层纹)和碎屑纹层相交替造成的，而薄席显示其特有的——基本单元——纹理。“在它的基本层中，叠层纹是由纤细的线构成的(这些线亦称丝体或纤维。在 1908 年 Muret 和 Sanders 百科辞典里，第一次给予丝体的含意，纤维是第二次出现的同义词)，这些纤细的线经常呈现一种不好的扇形排列，仿佛有一个放射生长模式的趋向。叠层纹的‘纤维状线’(与鲕石中的相比较)常常不太清楚，高倍放大(看来)很模糊”(103 页, 68

节)。“一个叠层纹薄片的去钙作用，只残留下复制——虽然不太好——分层结构的细粘土物质和分散的砂粒。因此，在整个叠层石中，与鲕石相仿，叠层纹好象在生长期间混入的他生成分很少”。

叠层石的起源 124页，95节：“在叠层石中，假如一个人没有识别能力和抛开它们的微构造特征，这些表现为明显平展的叠层石可能误认为单纯纹层状和薄层状的灰岩。分开的个体、头、礁、结核、皱纹瘤等，是没有人能够用纯无机成因来解释的 独特构造。没有人能同意以下的说法，即就分叉叠层石而言，碳酸钙仅机械地沉积在叉枝的顶上，而所有碎屑和所有鲕石都准确地向旁边堆积在间隙中(叉枝间)”。他当时注意到许多叠层石在生长形态上相似于珊瑚和海绵。而叠层石的生长模式，叠层纹凸层的叠加，分叉柱体的生长趋向等……是符合于生物寻求光线和食物的许多证据。他排除了叠层石是珊瑚和海绵类的可能性，断定(125页)“于是我们必须承认，它们是能够导致碳酸钙沉淀的低等植物有机体。然后在这一前提下，我们可以就有关的形成条件，考虑在植物界频繁出现的情况，考虑在显花植物及苔藓和粘藻中发现的以形成壳层属、种为代表的植被类型。在这里我不知道叠层纹的植物营造者是怎样组成的，正象我也说不出植物界鲕石营造者的分类方法一样”。

通过以上介绍表明，Kalkowsky 是一个杰出的观察家，他用单纯的野外和古生物学方法，避开所有陷阱，在1908年就暗示了叠层石的真正性质。据薄片研究，他推断叠层纹——我们的藻席——在叠层石结构中的基本作用及其当时的沉积环境因素。事实上，“叠层纹”比“藻席”好得多，因为它综合了一个概念，一个构造，一个行为，一个群落。在一般情况下，我们都知道一个藻席不总(全部)是藻。因而地质文献保留了“叠层石”而废弃了“海绵层虫”的做法是正确的，但是，Kalkowsky 的名望绝非限于他创建的名称。附带说一句，卡尔科斯基植物群至今仍被采用。

2. Walcott 和淡水叠层石阶段

Kalkowsky 的文章发表以后，在欧洲没有发生什么改变。1913年，Rothpletz 仍把海绵层虫理解为水螅纲的一种动物，认为在这些海绵层虫中可能共生有床板珊瑚，或在生长期间包含各种钙藻 (*Solenopora*, *Hedstromia* 等……)。更有甚者，认为叠层石只不过是无机结核的人，严厉地批评了 Kalkowsky 的文章 (Reis, 1908; Linck, 1909;……)。

除 Rothpletz (早古生代)，Gürich (晚古生代) 和 Kalkowsky (早中生代) 以外，欧洲大多数有关叠层石的文献，似乎集中于新生代淡水结核和石灰华。多数地质学家不考虑有关现代淡水类似物的大量文献 (Bornemann, 1887; Barber, 1890; Linden, 1890; Thiselton-Dyer, 1891; Murray, 1895; Schröter 和 Kirchner, 1896; Kirchner, 1898; Forel, 1904; Früh 和 Schröter, 1904; Le Roux, 1908; Schmidt, 1910; Paumann, 1911, 1912; Wesenberg-Lund, 1914;……)，仍然把新生代纹层状的藻结核理解为无机构造 (Burger, 1911; Berz, 1915; Sommermeir, 1915;……)，虽然有时候也提出藻类成因 (Berz, 1915, 341页; Sommermeir, 1914 a, b, 1915;……)，但与 Kalkowsky 的叠层石有关的东西未作详细说明。

在美洲正好相反，有关叠层石的概念开始迅速发展。尽管那时湖中 (Murray, 1895,

Penhallow, 1896; Clarke, 1900; Davis, 1900; Blatchley 和 Ashley, 1901; Hall 等, 1903; Powell, 1903), 江河中 (Tilden, 1910; Roddy, 1915), 温泉中 (Cohn, 1862; Weed, 1889) 或盐湖中 (Jones, 1914; Russel, 1893) 的许多显示同心纹理的钙质结核已作过描述, 但是, 这些植物调查却没有与叠层石古生物学发生认真的联系。这项工作将是 Walcott 的任务。可是, 先于 Walcott 三个月, Wieland (1914, 4月) 在此问题的考察中推断“现在可以认为, 至少以前包括在缺少具相应表面孢的管状系统的层孔虫中的那些生物, 大部分具特殊的纹层线, 或常具 *Lithothamnium* 分叉形态, 都是原始的藻类。这些藻类构成的大量记录表明, 古生代生长的海藻远比迄今所知的茂盛得多”(246页)。他接着说, 前寒武纪、寒武纪和奥陶纪可以称之为“藻类统治”的时期。但是, 它们是哪一种藻类呢?

Walcott (1914) 首次将蒙大拿州贝尔特山元古代叠层石的总体特征与美国各地的小溪、湖和池塘中描述的淡水钙质结核进行了比较。他断定, *Collenia*, *Cryptozoon* 等都是沉积石灰质的蓝藻生命活动产生的生物结构。Walcott 按照他的均变说得出所有元古代叠层石均形成于淡水湖或盆地中的结论。这个意见与他以前关于前寒武纪的沉积岩完全是非海相的思想相一致。

Walcott 的观点很快得到 Roddy (1915, 225页) 的支持, 他强调现代淡水藻类结核的构造与 *Cryptozoon* 的构造相似。

当 Moore 描述与贝尔彻群岛的标准含铁建造共生的硅化结核状灰岩时, 在 1918 年他迈出了重要一步。他毫不犹豫地断定, 具纹层的头是由于蓝藻活动造成的; 他完全证明了这一点, 并在赤铁矿结核中发现和描绘了细胞和丝状体。Hill 把这些归于球粒状和丝状蓝藻。这是首次报道前寒武纪微植物化石, 他的报道比 Tyler 和 Barghoon (1954) 的著作早 50 年, 比 Hofmann 的有关贝尔彻群岛的论文 (1974, 1975) 早 60 年。

此时, Kalkowsky 的成就还没有传到美国, 以至在 1919 年 Twenhofel 采用“原生群落”(Coenoplase) 术语作为描述这些具纹层的藻类构造的一个通用名称。他认出原生群落的两个主要类型: 圆柱穹形原生群落(如 *Collenia*, *Cryptozoon*) 和结核状、似饼干状原生群落(如 *Ottosia*)。在有关前寒武纪叠层石的生长环境方面, Twenhofel 不赞同 Walcott 的意见, 但又没有令人信服的证据, 当时他仅说道“藻类纵然不表明水是含盐的, 由于沉淀石灰质的藻类既在淡水同时又在咸水里繁盛, 而科纳 (Kona) 藻的极大生长暗示海生的环境”(345页)。由于 Bradley 始新世河相的卓越的研究结论 (1929): 淡水湖建造了堂堂的藻礁, 使 Twenhofel 提出的疑问和描述咸水湖中蓝藻壳层可能产生的影响 (Russel, 1893; Andrusow, 1897; Stahl, 1905; Jones, 1914, 1925;……) 受到了妨碍。

在那时, 尽管一些地质学家仍然怀疑叠层石是有机成因的 (Holtedahl, 1919, 1921) 或甚至反对它 (Seward, 1931; Voss, 1928), 但人们确信 *Cryptozoon* 及其相似者是蓝藻席群落在原地沉淀碳酸钙造成的生物结构。

在欧洲, Walcott 的理论得到 Pia (1928a, 1933) 的坚决支持, 他屡次提出近代非海生“藻圆丘 (Algenknollen)”、石灰华等与 *Pycnostroma*, *Archeozoon*, *Gymnosolen* 等化石相似 (Pia, 1933, 143, 171, 174, 178, 185页)。人们还充分了解到叠层石的群落构成的复杂性。例如, Pia (1933) 回忆, 在博登湖的藻结核中(他认为, 那些结

核很象 *Pycnostroma*) Schmidle (1910) 找到了隶属于蓝藻和绿藻的 7 个属 12 个种、硅藻的几个种和一个真菌种。不管群落如何复杂, Pia (1933, 173 页) 确实感到许多叠层石具有单一性的特性, 他写道“叠层石真是妙极了, 上述群体在许多方面表现为具有典型形态、整齐的结构和自己的生长模式等特征的一个独特的有机体”。另一方面, Penton 和 Fenton (1933) 根据描述的前寒武纪叠层石形态上对环境的适应性, 尝试简化它们的分类。正象在别处将要讨论的, 以下两方面都是对的: 一些狭栖生物的 (stenobiontic) 叠层石具有一个独特的固有生长形态, 然而一些广栖生物的 (eurybiontic) 叠层石则可显示不同的形态。

在本世纪 20 年代晚期和 30 年代早期, 由于地层的证据, 如在古生代地层中经常发现叠层石与海相化石共生, 而从不含其它化石的叠层石层中报道了含盐环境的痕迹 (盐的假晶等) (见 Fenton 和 Fenton 的讨论, 1931, 679,680 页), 因此, 叠层石非海相成因的假定越来越值得怀疑。已到解决这一问题的时候了。

在此阶段, 下列情况是有趣的。虽然 Pia (1927) 已将叠层石术语正式用到称为 *Wedia*, *Collenia*, *Cryptozoon*, *Archeozoon*, *Gymnosolen* 等的所有构造, 但 Kalkowsky 的术语花费了很大力量才渗透到本世纪 30 年代的地质文献里。实际上 Bradley 也不采用这个术语, 尽管他参考了 Kalkowsky 的 (1929, 207, 214 页) 著作。Fentons (1931), Johnson (1936, 1937) 和 Goldring (1938) 等也没有采用这个术语, 他们保留“藻灰岩”, 藻礁等叫法。然而, 这个术语出现在 Høeg (1929), Young (1932, 1934), Maslow (1937) 的著作中。Cloud (1942) 的著作可能作了最后的结论, 他写道: “虽然是有机成因, 但这些结构本身并不是生物体, 也不是生物体的一部分。然而它们必须有个名称, 叠层石这个术语……对简单具有纹层形态的物体而言似乎最为恰当” (363 页)。

3. Black 和潮坪叠层石阶段

Black 关于巴哈马群岛安德罗斯岛藻类沉积初步报告的发表 (1933) 可称为地质学上的大事件。首先, Black 报道了在海相潮间带和稍咸的水中存在具纹层构造的蓝藻形成果物。如上所述, 采集与海相共生的化石叠层石的现代相似物是急需的。Young 自我安慰地说明了这一点 (1934, 158 页)。“在以往一篇论述小的分叉类型的叠层石文章中, 我采纳它们起因于藻类的理论。然而, 在当时尚没有平坦层状藻类沉积物形成在海相松散的钙质沉积物之上的现代实例。在上述情况下作出的解释是高度推测的 …… 通过 Maurice Black 先生在安德罗斯岛的发现, 情况现在完全改变了……”。

其次, Black 把重点放在选择叠层石形成的方式上: 他一点也没有注意到在藻席中原地沉淀碳酸盐, 但却断定叠层石中的所有微粒, 从泥到粉砂和砂, 都是碎屑成因的; 他认为这些颗粒是由于潮汐和风暴冲刷到藻席上, 藻席把它们捕获和粘结成为具纹层的藻类构造。最后, Black 描述了在不同环境下形成的四类藻席, 并试图表明整个环境对叠层石形态和藻类沉积物的微构造所产生的影响。

在 50 年代, Ginsburg 接受并广泛调查了覆盖在佛罗里达和巴哈马潮间坪上的藻席 (Ginsburg 等, 1954; Ginsburg, 1955; Ginsburg 和 Lowenstam, 1958)。为了详细阐明 Black 的企图, 他试验了藻席性质和微构造与物理环境参数 (沉积注人量和方位

度等)的关系。他的研究从欧洲不久就扩大到波斯湾直至澳大利亚的各种潮坪 (Hommeril 和 Rioult, 1965; Kinsman, 1964; Kendall 和 Skipwith, 1966, 1968, 1969; Davies, 1970;……)。

虽然 Ginsburg 本人首先报道了潮下带存在叠层石 (1960), 但当 Logan (1961) 描述巨大的紧密排列的藻头布满澳大利亚沙克湾潮间台地和岬的时候, 渐渐形成了叠层石仅分布在潮间带的看法, 并把这种看法夸张到了不恰当的程度。

在文献积累中, 只注重于孤立的蓝藻环境而忽视所有其它方面, 这就导致教条主义的结论。这个结论与 Walcott 的理论同样过激, 摘录其全部论点如下: 1) 叠层石形成在潮间坪, 也可能形成在很浅的滩上; 2) 捕获和粘结碎屑颗粒; 3) 它们总的形态受环境因素控制, 而藻类对它们的形态却没有或基本没有控制作用。60 年代至 70 年代早期西方地质文献的特色是用物理和机械的作用来解释叠层石特征和动力学。蓝藻的作用——不管它们是什么样的蓝藻——是粘结碎屑颗粒。而产生叠层石的总特征, 从微构造到互相的联系和生长形态都是用波浪、冲刷作用、潮汐运动、沉积物的注入、干裂纹等说法来解释; 显然丢弃了原地的沉淀作用。正象从十年期间给予叠层石的所有定义中能了解到的, 他们总是散布诸如“由于藻类薄膜捕获和粘结碎屑沉积的微粒, 从而形成了特有的砂、粉砂和泥质的沉积物, 这些沉积物组成纹层状的构造” (Logan 等, 1962) 的论点。在 Davis (1966, 917, 918, 921 页, 第 5 点) 和其他学者的著作中能找到无疑在地质研究上充满教条的实例。

上述的基本观点是与苏联学派极端对立的, 苏联学派多半看来是比较现实主义的: 当 Maslov 考虑叠层石矿化过程的时候, 确实没有受教条主义框框的限制: “在‘混杂的碳酸盐’或‘叠层石构筑物’的沉积过程中, 介入化学的、生化的作用, 在特殊情况下还介入碳酸盐沉积的生理作用, 同时还介入不同数量碎屑物的机械沉积作用” (1961, 84 页, 作者译)。此外, 他坚持藻类控制叠层石的特征, 而不是单独受环境控制: “看来, 堆积碳酸盐的藻类群落的多样性决定叠层石的不同形态和构造类型; 从而人们可以观察到相当多样化的藻结核” (1953, 112 页, 作者译)。

4. 反应

反对上述三点教条的最明确的反应之一能够从 Serebryakov 和 Semikhatov 的著作中 (1974) 觉察到。他们是日益增多的地质学家的代言人, 这些地质学家在转移到鲨鱼湾和巴哈马以前, 与苏联学派一样, 注重于探索诸如前寒武纪或下古生代叠层石的生物地层证据。因此, 一个合理的现实主义的研究方法有可能出现。

我从开始研究现代巴哈马的“叠层石”起, 始终具有生命的过程强烈影响藻席和藻头的内部和外表特征的印象。据我看来, 这些独特的微观世界, 独特的生物实体, 在生命过程的每一个阶段, 总在发生某些东西。藻类群型的成分、构造和行为对叠层石特殊微构造的发展及在某些情况下对特殊生长形态的发展是决定因素, 这一点不久将会变得清楚。这些观察迫使我们得出以下结论: “叠层石是由低等生物(蓝藻和细菌)组合构成的受藻控制的构造……” (Monty, 1965a, 273 页; 1967, 98 页), 如此论述对于反对上述教条可能是不完善的 (Monty, 1965a, 317—380 页), 这种讨论在以后的文章中还会见到。

(1) 反对叠层石矿化作用固定过程的反应

许多古生物学家早就不同意“捕获沉积物”的机械作用过程是叠层形成唯一的甚至是主要方式的想法 (Maslov, 1960, 1961; Donaldson, 1963; Korolyuk, 1963; Krylov, 1963; Komar, 1966 等……和大多数研究新生代叠层石的作者); 他们认识到许多古老的叠层石通过生理的或更通常为生物的沉淀方式形成。事实上, Black 的对整个概念发展起很大作用的叠层石 C 和 D 类型, 并不是象他所假定的捕获碎屑泥造成的, 而是在原地通过沉淀过程造成的 (Monty, 1965a, 1967)。进一步观察表明, 以上情况适用于安德罗斯岛和佛罗里达州埃沃格累兹的所有淡水藻席 (Gleason, 1972; Monty, 1972, 1975; Gleason 和 Spackman, 1974; Monty 和 Hardie, 1976)。西安德罗除外, 那里由于风暴的作用使得碎屑颗粒层周期性沉积在正常自生钙化的藻席之上 (Monty, 1975; Monty 和 Hardie, 1976)。

而且看来, 如果现代淡水隐生藻沉积物的大量碳酸盐是原地沉淀的, 那么当我们转向海水藻类沉积时, 如同本世纪初以来大家所知道的, 碎屑颗粒的捕获和粘结非常普遍, 并且起主导作用; 海洋里, 在藻席中似乎没有或很少观察到沉淀作用, 除非在海滩岩石和海底自然发生的胶结作用过程中才能见到沉淀 (Monty, 1972; Gebelein, 1974)。现代叠层石的境况是叠层石群落长期生态进化的结果 (Monty, 1973b); 虽然蓝藻群落在海水中一直有沉淀碳酸钙的本领, 但这并不意味着可以用现代的叠层石来解释前新生代的叠层石。一些作者, 象 Szulczewski (1967, 从侏罗纪), Hoffman (1967, 从阿菲宾期) 或 Davis (1968, 从奥陶纪) 所报道的一些叠层石, 肯定是由于捕获和粘结碎屑颗粒(鲕粒、壳屑、石英颗粒)形成的; 而另一些作者, 象 Korolyuk (1963), Komar (1966), Serebryakov (1968), Semikhakov 等 (1970), Krylov 等 (1971) 所报道的许多叠层石, 肯定由于在原地碳酸盐的沉淀所形成的。这恰好表明两种作用在古叠层石中可能都是同等重要的。

Hofmann (1969, 6 页) 在叠层石正式定义方面是再次采用两种作用可能介入的观点的第一批英国学者之一, 并修正了教条主义的第二个论点。“……沉积物质是由于从有机薄膜之上的悬浮物中捕获或粘结微粒而堆积的, 或由微生物的新陈代谢活动引起的直接或间接沉淀形成的”。这样就最终结束了 Walcott 观点的支持者和 Black 观点支持者的长久争执。另外还要说的是, 叠层石的矿化作用还能由浸染硅质凝胶体的结晶作用或由各种氧化铁的沉淀产生, 这将在别的地方加以说明。

(2) 反对潮间带叠层石绝对化的反应

如上所述, 把潮间带看成是叠层石生长典型部位的这一教条, 对地质文献的影响达数年之久; 这种有害的影响从 Aitken 关于凝块石论文中的为难态度就可以衡量出来 (1967, 1173—1174 页): “称为叠层石构造的危险性(尽管它们清楚地归类于掌状藻叠层石)在于, 这样一个名称无需其它证明就会导致一种潮间带成因的解释”。

这表明, 潮间带的教条在地质学家的头脑里已变得何等根深蒂固。它的危害性在于可能消除任何个人的地质学逻辑和推理。正象 Davis (1966) 的文章所述, 在这样一种强行灌输之后, 给一批奥陶纪叠层石下了定义, 并进行了分类和解释, 同时得出大得难以置信的潮间带示意图。在 Davis (1966, 图 5) 的论文中潮间带宽至少达 50 英里, 在 Lochman-Balk (1970) 论文中达 600—1200 公里。叠层石“礁”的潮间意义在那里被认为理所当然的。“潮间”一词被如此地曲解, 完全忘却了它的意义, 以致于它最后被使

用到“潮上至浅水潮下带”的含意。尽管它们是三个独特的生态带，各自具有独特的环境状态、生物群落、沉积结构和成岩过程等特征。

目睹这种偏激的看法发展得这么快，延续得这么久，而无视有力的相反证据，真是令人惊讶。地质文献清楚地表明，叠层石不限于唯一的潮间环境；正相反，即使在显生宙期间，叠层石渐次地向近海环境转移，如同 Monty 所论述的（1973b），很明显在古生代和中生代它们也长在各种海相潮下带环境，诸如潟湖、礁和陆架。在这些地方它们可能与丰富的海相动物群和其它结壳的生物群落共生（Rothpletz, 1913; Wolfenden, 1958; Smith 和 Anderson, 1958; Hadding, 1960; Szulczewsky, 1967, 1968; Radwanski, 1968; Playford 和 Cockbain, 1969; Maanten, 1971; Tsien, 1971; Elloy, 1972; Golonka 和 Rajchel, 1972; Marcinowski 和 Szulczewski, 1972 等）。在缺乏动物群的情况下，根据地层和相的关系，也能识别出前寒武纪潮下带叠层石的存在（Trampette, 1969; Walter, 1970, 1972; Serebryakov, 1971; Awramik, 1971; Bertrand-Sarfati, 1972; Larsson, 1973; Hoffman, 1974; Truswell 和 Erikson, 1973, 1975, 等……）。事实上，如同 Monty 所探索的，叠层石群落的演化使得我们可以做出如下的推测，即由于它们没有与其竞争的动物群落，所以前寒武纪是所有潮下环境叠层石的最大开拓时期。

晚中生代和整个新生代的地质记录几乎无例外地表明，淡水河相、湖相或者更常说的非海相叠层石结构和生物岩礁大量发育（Bradly, 1929; Johnson, 1936, 1937; Rutte, 1953a,b, 1954; Colom, 1961; Freytet, 1965; Freytet 和 Plaziat, 1965, 1972; Bertrand-Sarfati 等, 1966; Mouline, 1966; Gigot 和 Rioult, 1972; Ott 和 Volkheimer, 1972; Staf, 1973; Donsimoni, 1975）。事实上，还有人报道了非洲北部古生代灰岩中的淡水叠层石（Bertrand-Sarfati, 1976）。

最后是当今发生的，除了非海相环境的叠层石和各种较普遍的隐生藻构造及潮间带坚韧藻席和纹层状沉积物发育外，还提供了几个浅水潮下带一些饼干状和头状叠层石的实例（佛罗里达：Ginsburg, 1960，巴哈马群岛：Monty, 1965, 1967；百慕大群岛：Gebelein, 1969；大堡礁：Monty 个人观察, 1969；澳大利亚：Logan 等, 1974; Playford, 1976 等……）。

在这样无可争辩的证据前面，人们易于理解 Achauer 和 Johnson (1969, 1479 页) 的恼怒：“很明显，不能认为叠层石专门指示潮间沉积区”。也易于理解 Serebryakov 和 Semikhatalov 的遗憾 (1974, 560 页)：“在近代出版的一些论文中关于某些叠层石起源于潮下带的论点并没有促使修改在西方文献中盛行的观点，此观点认为叠层的绝大多数是潮间带性质的”。

(3) 折衷方案

即使叠层石不都是潮间带的，那么至多不过是在很浅的水中形成的。

对蓝藻生理学了解很少的所谓叠层石仅产于潮间带的片面观点又有另外的反响：当潮间带起源说与地层证据强烈抵触时，就自动宣称叠层石是非常浅水的形成物，人们仿佛害怕离开潮汐线太远似的。这不仅是由于当前出现潮下带的叠层石的上述报道在明显地为自己辩护，而且是由于无意识地维护这样一个解释的各种主观因素。他们的一种说法是把“叠层石”一词与“礁”一词相联系在一起；因为每个人都知道，“珊瑚礁”是一种极

浅水至潮间带的构造，为什么叠层石礁不是如此呢？此外，由于叠层石是由营光合作用的藻类造成的，要证明藻类在过量生长中需要水面的充沛光线是很容易的。下面的陈述阐明了这些意向（Hutchinson 的书面通信，Cloud, 1942, 371 页）：“不管怎样，一个藻类的建成大概比正常较低限度的光合作用需要的光线要多得多；考虑到为现在的基质所表示的极多悬浮碳酸钙存在于水中的可能性，估计它们的最大深度也许不超过 10 米”。据此资料，Cloud (1942) 断定：“在海水深度超过 30 米时形成叠层石的藻类通常不茂盛的说法，无疑是稳妥的”。尽管 Cloud 当时比大多数从事现代研究的作者更加现实，他们认为几米到 10 米为最大深度，但这个假定的推理不能抗拒自然界的裁决。

确实不止一次，地层的证据与叠层石的潮间带至非常浅的潮下带的界限相矛盾。在 1969 年，Playford 和 Cockbain 描述了水深至少达 45 米的泥盆纪礁斜坡上生长的圆柱叠层石，水深是根据古地形资料确定的。次年，Jenkyns 研究与西西里侏罗纪的海峰锰结核相共生的叠层石，他在地层证据和记述的藻类生长必要条件之间持有稳妥的观点 (1970, 769 页)：“地形高处可能达 100 米或接近这一范围，鉴于矿物结核常与藻叠层石共生，这样的深度界限必然要在透光层的范围内”。最后，Hoffman (1974) 很好地证明了从地台浅滩相到盆地相的前寒武纪叠层石沉积系列。在这些地方叠层石与杂砂岩-浊积岩层共生。

(4) 从浅水到“深”水叠层石

以上的事实表明，潮下带叠层石化石可以从很浅的水分布到相当深的水。现代蓝藻新陈代谢的知识符合这些古生物学的观察结论，并表明为了光合作用的缘故把叠层石限制在非常浅的水，这是站不住脚的。首先让我们做一个揭示性的比较：人们总认为钙藻化石是指示浅的富氧(潟湖的)水体；在较浅的水中有较丰富的藻类残骸碎屑的堆积，由于绒枝藻和松藻等钙藻的茂盛生长，在想象中是需要明亮的光照。事实上，今天的钙质绿藻，如 *Halimeda* 能充分地长成很大的叶状体，它们覆盖在礁上直到 100 米或更深的地方才逐渐减少(本人通过自携式水下呼吸器潜水观察)，(Wray 私人通信，1975，通过潜水艇观察)。那么，按 Monty (1971) 的论述，什么样的蓝藻在微弱的光线至无光线的状况下能主动生长呢？人们对现今底栖蓝藻的分布深度了解贫乏，仅依赖于通过较深的自携式水下呼吸器潜水和潜水艇作一般的观察。今天，在 30 米的深度已找到 *Lyngbya* 的种 (Feldman, 1959, Donze, 1968)，而在佛罗里达东南和巴哈马群岛岸外 20—25 米的深度已发现有大量颤藻科 (Oscillatoriaceae) 的象 *Schizothrix* (包括 *S. calcicola*)，*Microcoleus* 等不同种生长。在淡水湖中，Forel 从根费尔海 (Genfer Sea) 的 60 米深度挖掘到蓝藻钙质壳层 (Pia, 1973, 146 页)；如果这种情况是在海洋环境，那么或许表明海生壳层至少在超过 100 米水深的地方形成。人们对有关浮游蓝藻分布深度方面了解得较多，因为它们较易在浮游网中找到。例如 Drouet (1963) 报道 *Schizothrix calcicola* 在死海 400 米深处生长。Bernard 和 Lecal (1960) 声称，在印度洋、阿拉伯海、地中海和大西洋 600—1000 米深处发现了大量的 *Nostoc* 的种。底栖和浮游蓝藻之间不同的生活习性，对估量蓝藻的分布深度是不重要的。据报道，海生蓝藻从水面到至少 1000 米的深度均能繁茂生长。大体上，蓝藻群落分布深度主要依赖三种能的作用：1) 在光照明亮的浅水中：光合作用直接依赖于叶绿素 a 的活动；2) 在黑暗至光线微弱的状态下，染色质适应性的变化激发红色素(藻红素)的增加，红色素吸收剩余

的蓝色辐射线并把能量传给叶绿素 a; 3) 在全黑的情况下, 化学无机营养的(铁、锰、硫)或化学有机营养的新陈代谢, 保证合成的需要 (Monty, 1971; Krumbein 和 Cohen, 1976 等)。

如何着手来证明潮下带化石隐生藻构造可以形成于 1, 10, 50, 100, 500, 1000……米呢? 在大多数情况下, 从有关的沉积物、化石碎骨以及侧向与垂直相之间的相互关系, 可得出形成物大致深度的主要线索。在某些情况下, 从连续的藻类薄膜所捕捉的物质中可能获得提示(例如, 钙板金藻或各种深海有机物)。

在无光带, 成为夹层的叠层石纹层组织可能由周期性的大量浮游生物介壳的降落(由于浮游生物的大量繁盛, 或由于海水周期性变化)而形成。例如, Rodwanski 和 Szulsczewsky (1965) 描述的卡拉夫阶的柱状叠层石, 这类叠层石的纹层就是由钙板金藻组成的。同时也可能与养料垂直运动的藻-菌席的生长周期有关, 或甚至由支配微生物动态的内在周期性机制造成。在另外的环境中可能出现不具纹层的类型, 而构成巨大的泥丘, 即各种巨大隐晶质生物岩礁。这类情况的实例有比利时南部的一些中泥盆统泥丘, 我在其中已发现大量藻类丝状体。

最后应当指出, 叠层石通常是由蓝藻和细菌群落构成的。在多数情况下, 蓝藻起主要作用, 但是人们仍然能够找到由于环境的影响细菌起更大作用的地方。例如, 在国家黄石公园温泉中描述的叠层石就是这种情况 (Walter 等, 1972, 1976); 在水温高于蓝藻生存温度最高极限的池塘中, 组成叠层石的群落只限于丝状的细菌, 形成单纯的细菌叠层石。据显微镜下观察 (Monty, 1973b) 和实验室实验 (Ehrlich, 1963, ……), 本人还提出了胶状铁锰质纹层结核和壳层, 应认为是海洋细菌叠层石 (Monty, 1973b)。它们的出现更扩大了叠层石环境的范围。

(5) 据有关的沉积特征推断生长环境的评述

当利用沉积特征推断叠层石的生长环境时, 这些沉积特征与叠层石本身之间的实际的时间和空间的关系应当批判性地分析和清楚地介绍, 但事实不总是这样。例如象 Serebryakov 和 Semikhato (1974, 561 页) 所指出的, 常见一些作者提到在研究剖面上存在干裂纹、平的卵石砾岩、蒸发盐假晶等, 虽然报道的特征出现在上覆或下伏沉积物中, 与叠层石本身没有直接联系, 但把它们看成是一个叠层石层起源于潮间或潮上带的线索。

同样, 在利用这些沉积物作为生长环境指示物以前, 必须十分明确叠层石体和间隙沉积物(鲕石, 生物碎屑, 陆源物质等……)之间的时间-空间关系。这意味着进行清楚的论述, 应当区分出以下三种可能性:

- 1) 叠层石和间隙物质并存于同一环境是同时期形成的。
- 2) 叠层石和间隙沉积物是同时期但是在不同的环境下形成的, 即间隙沉积物是由周期性(近乎周期性)海潮及风暴等带至叠层石产地的。通过西安德罗斯的叠层石沉积说明一个能引起极其错误地解释叠层石生成环境的实例 (Monty 和 Hardie, 1976)。这里, 藻头和藻席生长在一年中大部分时间有淡水注入的滨岸地区; 它们被年复一年的风暴所淹没, 风暴把从大巴哈马滩带来的潮下沉积物再沉积在藻类生长物之上。结果, 团粒纹层、有孔虫壳等与藻类生长层交替或在藻头之间堆积, 而一些碎屑颗粒混进藻丝体束。此外, 海水的蒸发产生出具有文石和高镁质方解石的很复杂的海生矿物。因而, 这周期性

的海洋事件在沉积物中留有许多明显的证据，反而掩盖了经年的一般环境的特点。在潮下环境中由于季节性迁移的洋流，也可以出现相似的情况。

下面的情况将表明叠层石的生长与沉积物的沉积作用是在同时发生的：(a) 在叠层石的纹层中有相似于间隙沉积物来源(通常较细)的沉积细粒混入；(b) 在间隙物质的沉积表面之上存在有从一个藻头伸延至另一个藻头的纹层(见实例，Monty, 1976, 图 23)。穿过地层走向至沉积来源区绘制相图，用以阐明叠层石生长环境和间隙沉积正常堆积或形成范围之间的原始空间关系。所谓来源区，即找到具有典型沉积构造的纯粹鲕状的、生物碎屑的、团粒的或甚至石英的岩层的地带。

3) 叠层石和间隙物质呈现不同的颜色，间隙物质则可能是在海退和海进期间带来的。在此情况下，叠层石本身也存在少量间隙物质，而且，象侵蚀的痕迹、有机的壳层、钙质层等特有的特征，在叠层石和沉积物之间划出一个十分分明的自然界限。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Achauer, C.W., Johnson, H.: Algal stromatolites in the James Reef Complex (lower Cretaceous) Fairfield, Texas. *J. Sedimentol. Petrol.* **39**, 1466–1472 (1969).
- Aitken, J.D.: Classification and environmental significance of cryptalgal limestones and dolomites, with illustrations from the Cambrian and Ordovician of Southwestern Alberta. *J. Sedimentol. Petrol.* **37**, 1163–1178 (1967).
- Andrussov, N.: Der Adschi-darja oder Karabugas-Busen. *Petermanns Mitt.* **43**, 23 (1897).
- Awramik, S.M.: Precambrian columnar stromatolite diversity: reflection of Metazoan appearance. *Science* **174**, 825–827 (1971).
- Bailey, L.W., Matthew, G.F.: Preliminary report on the geology of Southern New Brunswick. *Geol. Surv. Can. Rep. Progr.* **1870–81**, 15–57 (1872).
- Barber, C.A.: The structure of *Pachytheeca*. *Ann Botany* **3**, 1889–1890 (1890).
- Bauman, E.: Die Vegetation des Untersees (Bodensee). *Archiv für Hydrobiol. und Planktonkunde. Suppl. Bd.* **1**, Stuttgart, 26–48 (1911).
- Bauman, E.: Vegetation des Untersees (Bodensee). Eine pflanzenbiologische Skizze. *Vegetationsbilder. Karsten, v.G., Schenk, H. (eds.), R. 9, H. 3*, Jena, 1912.
- Bernard, E.: Dictionnaire Universel des Fossiles Propres et des Fossiles Accidentels. *Chambeau, L. (ed.). Avignon (France)*, 1763.
- Bernard, F., Lecal, J.: Plancton unicellulaire récolté dans l'Océan Indien par le Charcot (1950) et le Norsel (1955–1956). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco* **1166**, 1–59 (1960).
- Bertrand-Sarfati, J.: Les stromatolites columnaires du Précambrien supérieur du Sahara Nord occidental; inventaire, morphologie et microstructure des laminations, corrélations stratigraphiques. *Cent. Rech. Zones Arides, sér. Géol.* **14**, Paris, 254 p. (1972).
- Bertrand-Sarfati, J., Fabre, J.: Les stromatolithes des formations lacustres post-moscovviennes du Sahara septentrional (Algérie). In press (1976).
- Bertrand-Sarfati, J., Freytet, P., Plaziat, J.-C.: Les calcaires concrétionnés de la limite Oligocène-Miocène des environs de Saint Pourçain sur Sioule (Limagne d'Allier): rôle des algues dans leur édification; analogie avec les stromatolithes et rapports avec la sédimentation. *Bull. Soc. Géol. France, Sér. 7, VIII*, 652–662 (1966).
- Berz, K.C.: Petrographisch-stratigraphische Studien im oberschwäbischen Molassegebiet. *Jahresh. Vaterländ. Naturk. Württemberg* **71**, Stuttgart (1915).
- Black, M.: The algal sediments of Andros Island, Bahamas. *Philos. Trans. Ser. B, CCXXII*, 165–192 (1933).
- Blatchley, W.S., Ashley, G.H.: The lakes of Northern Indiana and their associated marl deposits. *Ann. Rept. Indiana Dept. Geol. Nat. Resources* **25**, 31–32 (1901).
- Borel, P.: *Les Antiquitez de Castres* (1649).
- Bornemann, J.G.: Geologische Algenstudien. *Jb. Preuß. Geol. Landesanst. Berlin* 1886 (1887).
- Bradley, W.H.: Algae reefs and oolites of the Green River Formation. U.S.G.S. prof. Paper 154-G, 203–223 (1929).
- Burger, O.: Über schwäbische Kalktuffe insbesondere des Echaztales. *Inaug.-Dissert. Tübingen*, 1911.
- Clarke, J.M.: The water biscuit of Squaw Id. Canandaigua Lake, N.Y. *Bull. New York State Mus.* **39**, 8, Albany (1900).
- Cloud, P.E.: Notes on stromatolites. *Am. J. Sci.* **240**, 363–379 (1942).
- Cohn, F.: Über die Algen des Carlsbad Sprudels, mit Rücksicht auf die Bildung des Sprudelsinters. *Schlesische Gesell. Vaterl. Cult. Abh., Abt. Naturwiss. u. Medicin, Heft 2*, 35–55 (1862).
- Colom, G.: La paléoécologie des lacs du Ludien-Stampein inférieur de l'île de Majorque. *Rev. Micropalol.* **4**, 17–29 (1961).
- Davies, G.R.: Algal laminated sediments, Gladstone embayment, Shark Bay, Western Australia. In: *Carbonate Sedimentation and Environments, Shark Bay, Western Australia*. Logan, B.W., Davies, G.R., Read, J.F., Cebueski, D.E. (eds.). AAPG Memoir **13**, 169–205 (1970).
- Davis, Ch.A.: A contribution to the natural history of marl. *J. Geol.* **8**, Chicago (1900).
- Davis, R.A.: Willow River dolomite: Ordovician analogue of Modern algal stromatolite environments. *J. Geol.* **74**, 908–923 (1966).
- Davis, R.A.: Algal stromatolites composed of quartz sandstone. *J. Sedimentol. Petrol.* **38**, 953–955 (1968).

- Donaldson, J.A.: Stromatolites in the Denault Formation, Marion Lake, Coast of Labrador, Newfoundland. Geol. Surv. Can. Bull. **102**, 33 (1963).
- Donsimoni, M.: Etude des calcaires concrétionnés lacustres de l'Oligocène supérieur et de l'Aquitaniens du Bassin de Limagne (Massif Central, France). Unpublished thesis, Paris, 197 p. (1975).
- Donze, M.: The algal vegetation of the Ria de Arosa (N.W. Spain). Blumea **16**, 159–192 (1968).
- Drouet, F.: Ecophenes of *Schizothrix calcicola*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **115**, 9, 261–281 (1963).
- Ehrlich, H.L.: Bacteriology of manganese nodules. I. Bacterial action on manganese in nodule enrichments. Appl. Microbiol. **11**, 15–19 (1963).
- Ehrlich, H.L.: Reactions with manganese by bacteria from marine ferromanganese nodules. In: Developments in Industrial Microbiology **7**, 279–286 (1966).
- Ehrlich, H.L.: The role of microbes in manganese nodule genesis and degradation. In: Ferromanganese deposits on the ocean floor. Horn, D. (ed). The office of the Intern. Decade of Ocean Exploration. Nat. Sci. Found., Washington D.C., 63–70 (1972).
- Ehrlich, H.L.: Response of some activities of ferromanganese nodule bacteria to hydrostatic pressure. In: Effect of the Ocean Environment on Microbial Activities. Colwell, R.R., Morita, R.Y. (eds.). Baltimore–London: Univ. Park Press 1974, p. 208–221.
- Ehrlich, H.L.: The formation of ores in the sedimentary environment of the deep sea with microbial participation: the case for ferromanganese concretions. Soil Sci. **119**, 36–41 (1975).
- Elloy, R.: Réflexion sur quelques environnements récifaux du Paléozoïque. Bull. Cent. Rech. Paris S.N.P.A. **6**, no. 1, 105 p. (1972).
- Feldman, J.: Sur l'écologie des Rhodophycées et des Cyanophycées marines dan ses rapports avec les problèmes de leur photosynthèse. Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég. **5**, 161–167 (1959).
- Fenton, C.L., Fenton, M.A.: Algae and algal beds in the Belt Series of Glacier National Park. J. Geol. **39**, 670–686 (1931).
- Fenton, C.L., Fenton, M.A.: Algal reefs or Bioherms in the Belt Series of Montana. Geol. Soc. Am. Bull. **44**, 1135–1142 (1933).
- Forel, F.A.: Le Leman. Monographie limnologique. T. I–III, Lausanne (1904).
- Freytet, P.: Sédimentation microcyclotomique avec croûtes zonaires à algues dans le calcaire de Beauchef-Etrechy (Seine et Oise). Bull. Soc. Géol. de France (7), **VII**, 309–313 (1965).
- Freytet, P., Plaziat, J.C.: Importance des constructions algaires dues a des Cyanophycées dans les formations continentales du Crétacé supérieur et de l'Eocène du Languedoc. Bull. Soc. Géol. France, 7ème série **7**, 679–694 (1965).
- Freytet, P., Plaziat, J.C.: Les constructions algaires continentales stromatolithiques. Exemples pris dans le Crétacé supérieur et le Tertiaire de France et d'Espagne du Nord. 24th IGC, section 7, 524–534 (1972).
- Früh, J., Schröter, C.: Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesamten Moorfrage. Beitr. Geol. Schweiz., Geotech. Ser., Lfg. 3, Bern 1904.
- Gebelein, C.D.: Distribution, morphology, and accretion rate of recent subtidal algal stromatolites, Bermuda. J. Sedimentol. Petrol. **39**, 49–69 (1969).
- Gebelein, C.D.: Biologic control of stromatolite microstructure: implication for Precambrian time stratigraphy. Am. J. Sci. **274**, 575–598 (1974).
- Gebelein, C.D.: Holocene sedimentation and stratigraphy Southwest Andros Island, Bahamas. Mangin, J.Ph. (ed.). IXth Intern. Congr. Sedimentol. (I.A.S.), Nice 1975; Theme V, 191–197.
- Gigot, P., Rioult, M.: Importance stratigraphique des concrétions calcaires d'origine algale dans la série miocène de Châteauredon (Alpes de Haute Provence). C.R. Acad. Sci. Paris **274**, 3183–3185 (1972).
- Ginsburg, R.N.: Recent stromatolitic sediments from South Florida. Abstr. J. Paleont. **29**, 723 (1955).
- Ginsburg, R.N.: Ancient analogues of Recent stromatolites. Intern. Geol. Congress, XXI session, Norden, 1960, part XXII, Copenhagen 1960, 26–35 (1960).
- Ginsburg, R.N., Isham, L.B., Bein, S.J., Kupferberg, J.: Laminated algal sediments of South Florida and their recognition in the fossil record. The marine laboratory, Univ. of Miami, unpublished (1954).
- Ginsburg, R.N., Lowenstam, H.A.: The influence of marine bottom communities on the depositional environment of sediments. J. Geol. **66**, 310–318 (1958).
- Gleason, P.J.: The origin, sedimentation and stratigraphy of a calcitic mud located in the Southern freshwater Everglades. Ph. D. thesis, Pennsylvania State Univ. (1972).
- Gleason, P.J., Spackman, W.: Calcareous periphyton and water chemistry in the Everglades. In: Environments of South Florida: Present and Past. Gleason, P.D. (ed.). Miami Geol. Soc. Memoir 2, 1974, p. 146–181.
- Goldring, W.: Algal Barrier Reefs in the Lower Ozarkian of New York with a chapter on the importance of coralline algae through the ages. N.Y. State mus. Bull. **315**, 75 p. (1938)

- Golonka, J., Rajchel, J.: Upper Cretaceous stromatolites in the vicinity of Crakow. *Kwart Geologiczny* 16, no. 3, 652–667 (1972). (Polish – English summary).
- Grabau, A.W.: North American Index Fossils I. 853 p. (1909).
- Gürich, G.: Les spongiostromides du Viséen de la Province de Namur. *Mus. Hist. Natur. de Belgique*, mem. 3 (4), 1–55 (1906).
- Hadding, A.: Silurian algal limestones of Gothland. *Lunds. Univ. Arssk. N.F. Avd. 2, Bd. 56*, no. 7, 1–25 (1960).
- Hale, D.J., Davis, C.A., Lane, A.C., Humphrey, R.L.: Marl (Bog lime) and its application to the manufacture of Portland cement. *Geol. Surv. Michigan VIII*, Pt. 3, Lansing (1903).
- Hall, J.D.: *Cryptozoon (proliferum)* N.G. (an sp). *New York State Mus. Ann. Rept.* 36, (1883).
- Høeg, O.A.: A postglacial marine stromatolite from Southeastern Norway. *Studies in Stromatolites*. I.K. Norsk. Videnskap Selskabs. Skrift 1, 1–60 (1929).
- Hoffmann, P.E.: Algal stromatolites use in stratigraphic correlation and paleocurrent determination. *Science* 157, 1043–1045 (1967).
- Hoffmann, P.E.: Shallow and deepwater stromatolites in Lower Proterozoic platform – to basin facies change, Great Slave Lake, Canada. *A.A.P.G. Bull.* 58, 856–867 (1974).
- Hofmann, H.J.: Attributes of stromatolites. *Geol. Surv. Can.* 69–39, 43 pp. (1969).
- Hofmann, H.J.: Stromatolites: Characteristics and utility. *Earth Sci. Rev.* 9, 339–373 (1973).
- Hofmann, H.J.: Mid-Precambrian prokaryotes (?) from the Belchers Islands, Canada. *Nature (Lond.)* 249, 87–88 (1974).
- Hofmann, H.J.: Stratiform Precambrian Stromatolites, Belchers Islands, Canada: relations between silicified microfossils and microstructure. *Am. J. Sci.* 275, 1121–1132 (1975).
- Holtedahl, O.: On the Paleozoic formations of Finmarken in Northern Norway. *Am. J. Sci.*, Ser. 4, 47, 85–107 (1919).
- Holtedahl, O.: On the occurrence of structures like Walcott's Algonkian algae in the Permian of England. *Am. J. Sci.*, Ser. 5, 1, 195–206 (1921).
- Hommeril, P., Rioult, M.: Etude de la fixation des sédiments meubles par deux algues marines: *Rhodothamniella floridula* (Dillwyn) F. Feldm. et *Microcoleus chthonoplastes* Thur. *Marine Geol.* 3, 131–155 (1965).
- Jenkyns, H.C.: Fossil manganese nodules from the West Sicilian Jurassic. *Ectogae Geol. Helv.* 63, 741–744 (1970).
- Johnson, J.H.: Algae as rock builders, with notes on some algal limestones from Colorado. *Univ. Colorado Studies* 23, no. 3, 217–222 (1936).
- Johnson, J.H.: Algae and algal limestone from the Oligocene of South Park, Colorado. *Geol. Soc. Am. Bull.* 48, 1227–1236 (1937).
- Johnson, J.H.: Limestone building algae and algal limestones. *Colorado School Mines, Spec. Publ.*, 297 p (1961).
- Jones, J.C.: The geologic history of lake Lahontan. *Science N.S.* 40, New York (1914).
- Jones, J.C.: The geologic history of Lake Lahontan. — Quaternary climates. *Carnegie Inst. Washington Nr. 352, S.I.* (1925).
- Kalkowsky, E.: Oolith and Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein. *Z. Deut. Geol. Ges.* 60, 68–125 (1908).
- Kendall, C.G.St.C., Skipwith, Sir Patrick A. d'E.: Recent algal stromatolites of the Khor al Bazam, Abu Dhabi, the Southwest Persian Gulf (abs.). *Geol. Soc. Am. special papers* for 1966, p. 108 (1966).
- Kendall, C.G.St.C., Skipwith, Sir Patrick A. d'E.: Recent algal mats of a Persian Gulf lagoon. *J. Sedimentrol. Petrol.* 38, 1040–1058 (1968).
- Kendall, C.G.St.C., Skipwith, Sir Patrick A. d'E.: Holocene shallow-water carbonate and evaporite sediments of Khor al Bazam, Abu Dhabi, Southwest Persian Gulf. *A.A.P.G.* 53, 841–869 (1969).
- Kinsman, D.J.J.: Recent carbonate sedimentation near Abu Dhabi, Trucial coast, Persian Gulf. Ph. D. thesis, Univ. Loñdon, 315 p. (1964).
- Kirchner, O.: Schizophyceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten. Engler, A., Prantl, K. (Hrsg.). T. 1, I, Abt. 1a. Leipzig 1898.
- Komar, V.A.: Upper Precambrian stromatolites in the Northern part of the Siberian platform and their stratigraphical significance. *Akad. Nauk SSSR, Geol. Inst. Tr.* 154, 122 p. (Russian) (1966).
- Korolyuk, I.K.: Stromatolites of the Upper Precambrian. In: *Upper Precambrian stratigraphy of USSR*. Keller, B.M. (ed.). Moscow, Gosgeoltekhnizdat 2, 479–498 (Russian) (1963);
- Krumbein, W., Cohen, Y.: Primary production, mat formation and lithification chances of oxygenic and facultative anoxygenic cyanophytes (Cyanobacteria). This book (1976).

- Krylov, I.N.: Columnar branching stromatolites of Riphean beds of the Southern Urals and their significance for the stratigraphy of the Upper Precambrian. Akad. Nauk. SSSR. Geol. Inst., Tr. 69, 133 (Russian) (1963).
- Krylov, I.N., Shapovalova, I.G., Kolosov, P.N., Fedonkin, A.M.: Riphean deposits of the lower part of River Lena. Sov. Geol. 7, 85–95 (1971).
- Larsson, K.: The Lower Viruan in the autochthonous Ordovician sequence of Jämtland. Sveriges Geol. Unders. Ser. C NR 63, Arsbok 67, 2, 82 p (1973).
- Le Roux, M.: Recherches biologiques sur le lac d'Annecy. Ann. Biol. Lacustre Bruxelles 2, 1907–1908 (1908).
- Linck, G.: Über die Bildung der Oolithe und Rogensteine. Jenaische Z. Naturwiss. 45 (1909).
- Linden, M.: Über Kalkabscheidungen aus wässriger Lösung B. Die Indusienkalke der Hürbe. Ber. 23. Vers. Oberrhein. Geol. Vereins zu Sigmaringen (1890).
- Lochman-Balk, K.: Upper Cambrian faunal pattern on the Craton. Geol. Soc. Am. Bull. 81, 3197–3224 (1970).
- Logan, B.W.: Cryptozoan and associated stromatolites from the Recent, Shark Bay, Western Australia. J. Geol. 69, 517–533 (1961).
- Logan, B.W., Rezak, R., Ginsburg, R.N.: Classification and environmental significance of stromatolites. The A and M College of Texas. Dept. Oceanogr. (1962), also J. Geol. 72, 68–83 (1964).
- Logan, B.W., Hoffman, P., Gebelein, C.: Algal mats, cryptalgal fabrics and structures, Hamelin Pool, Western Australia. A.A.P.G. Memoir 22, 140–194 (1974).
- Maanten, A.A.: Silurian reefs of Gotland. Dev. Sedimentol. 13. Amsterdam: Elsevier Publ. Co. 1971.
- Marcinowski, R., Szulczewski, M.: Condensed cretaceous sequence with stromatolites in the Polish Jura Chain. Acta Geol. Pol. 22, no. 3, 517–539 (1972).
- Maslov, V.P.: Algal deposits of the Lower Paleozoic of Siberia – Problems of Paleontology. Publications of the Laboratory of Paleontology. Moscow Univ. 249–348 (Russian) (1937).
- Maslov, V.P.: Printzipi nomenklaturi i sistematiki stromatolitov. Acad. Nauk. SSSR, Ser. Geol. 4, 105–112 (1953).
- Maslov, V.P.: Algae and carbonate deposition. Izv. Akad. Nauk. SSSR, Ser. Geol. 12, 81–86 (Russian) (1961).
- Matthew, G.F.: President's annual address. 3. On the existence of organisms in the Pre-Cambrian rocks. Nat. Hist. Soc. New Brunswick, Bull. 2, no. 9, 28–33 (1890a).
- Matthew, G.F.: Eozoon and other low organisms in Laurentian rocks at St. John. Nat. Hist. Soc. New Brunswick Bull. 2, no. 9, 36–41 (1890b).
- Monty, C.L.V.: Biostromes stromatolithiques dans le Viséen moyen de la Belgique. C.R. Acad. Sci. Paris 256, 5603–5606 (1963).
- Monty, C.L.V.: Geological and environmental significance of Cyanophyta. Ph. D. thesis, 429 p., Princeton Univ. New Jersey, U.S.A., Microfilm 66–5003, Univ. Microf. Inc. Ann Arbor, Michigan (1965a).
- Monty, C.L.V.: Recent algal stromatolites in the Windward Lagoon, Andros Island, Bahamas. Ann. Soc. Géol. Belg. Bull. 88, no. 6, B 269–276 (1965b).
- Monty, C.L.V.: Distribution and structure of Recent stromatolitic algal mats, Eastern Andros Id, Bahamas. Ann. Soc. Géol. Belg. 90, 55–100 (1967).
- Monty, C.L.V.: An autoecological approach of intertidal and deep water stromatolites. Ann. Soc. Géol. Belg. 94, Fasc. III, 265–276 (1971).
- Monty, C.L.V.: Recent algal stromatolitic deposits, Andros Island, Bahamas, Preliminary report. Geol. Rundschau 61, 2, 742–783 (1972).
- Monty, C.L.V.: Les nodules de manganèse sont des stromatolithes océaniques. C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 276, no. 25, 3285–3288, 3 pl (1973a).
- Monty, C.L.V.: Precambrian background and phanerozoic history of stromatolitic communities, an overview. Ann. Soc. Géol. Belg. 96, fasc. III, 585–624 (1973b).
- Monty, C.L.V.: An important but overlooked geological setting: the fresh water blue-green algal calcareous marsh. In: Publications du IX Congrès International de Sédimentologie, Nice, 1975. Mangin, J.Ph. (ed.); vol. , Thème 1: Indicateurs sédimentologiques, 1975, p. 225–235.
- Monty, C.L.V.: The origin and development of Cryptalgal fabrics in "Stromatolites". Walter, M. (ed.). Amsterdam: Elsevier, in press, 1976.
- Monty, C.L.V., Hardie, L.: The geological significance of the fresh water blue-green algal calcareous marsh. In: Stromatolites. Walter, M. (ed.). Amsterdam: Elsevier 1976, pp. 447–488.
- Moore, E.S.: The iron formation on Belcher Islands, Hudson Bay, with special reference to its origin and its associated algal limestones. J. Geol. 26, 412–438 (1918).
- Mouline, M.P.: Importance et répartition paléogéographiques des cyanophycées dans le complexe-fluvio-lacustre dit des "calcaires de Castres" (Tarn). Actes Soc. Linéenne de Bordeaux 103, Sér. B, no. 8, 13 p. (1966).

- Murray, G.: Calcareous pebbles formed by algae. *Phycolog. Mem.* London (1895).
- Naumann, C.F.: Text book of Geognosy, Vol. II, p. 741 (1862).
- Ott, E., Volkheimer, W.: Paleospongilla chubutensis n.g. et n.sp. — ein Süßwasserschwamm aus der Kreide Patagoniens. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* **140**, 1, 49–63 (1972).
- Penhallow, D.P.: Note on calcareous algae from Michigan. *Botan. Gazette* **21**, 215–217 Madison (1896).
- Pia, J.: Thallophyta. In: *Handbuch der Paläobotanik*. Hirmer (ed.), Bd. 1. München–Berlin: R. Oldenbourg 1927, p. 31–136.
- Pia, J.V.: Die Anpassungsformen der Kalkalgen. *Palaebiologica. Festschr. Dollo*. Wien–Leipzig: 1928, Vol. I, p. 211–224.
- Pia, J.: Die rezenten Kalksteine. *Z. Kristallogr. Mineral. Petrogr., Abt. B, Mineral. Petrogr. Mitteilungen*, Ergänzungsband 12–13, 142–192 (1933).
- Playford, P.E., Cockbain, A.E.: Algal stromatolites: deep water forms in the Devonian of Western Australia. *Science* **165**, 1008–1010 (1969).
- Playford, P.E., Cockbain, A.E.: Modern algal stromatolites in Hamelin Pool, a hyper-saline barred basins in Shark Bay, Western Australia. In: *Stromatolites*. Walter, M. (ed.). Amsterdam: Elsevier 1976, pp. 389–411.
- Powell, Ch.: Observations on some calcareous pebbles. *Minnesota Botan. Studies*, Minneapolis **3**, H 1, 73–75 (1903).
- Radwanski, A.: Petrographical and sedimentological studies of the high-tatric rhaetic in the Tatra Mountains. *Studia Geol. Pol.* **XXV**, 145 p. (1968).
- Radwanski, A., Szulczevski, M.: Jurassic stromatolites in the Villary Mountains southern Hungaria). *Ann. Univ. Sci. Budapest, Sect. Geol.* **9**, 87–107 (1965).
- Reis, O.M.: (Discussion of paper by) Kalkowsky: Über Oolith und Stromatolith im Norddeutschen Buntsandstein. *N. Jb. Mineral., Geol., Paläontol.* **2**, 114–138 (1908).
- Roddy, H.J.: Concretions in streams formed by the agency of blue-green algae and related plants. *Proc. Am. Philos. Soc.* **54**, Philadelphia, 256–258 (1915).
- Rothpletz, A.: Über die Kalkalgen, Spongiostromen und einige andere Fossilien. *Sverig. Geol. unders. Ser. Ca*, **10**, 35 p. (1913).
- Russel, J.C.: Geological history of Lake Lahontan. *Mon. 11, U.S.G.S.*, 189–222 (1885).
- Russel, J.C.: A geological reconnaissance in Central Washington. *U.S. Geol. Surv. Bull.* **108** (1893).
- Rutte, E.: Süßwasserkalke aus dem Kaiserstuhl und Breisgau. *Berichte d. Naturforsch. Ges. Freiburg im Breisgau* **43**, 1–38 (1953).
- Rutte, E.: Die Algenkalke aus dem Miozän von Engelswies in Baden. *Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh.* **98**, 149–174 (1953a).
- Rutte, E.: Gesteinsbildende Algen aus dem Eozän von Kleinkems aus Isteiner Klotz in Baden. *Neues Jb. Geol. Paläontol. Mh.* **11**, 498–506 (1953b).
- Rutte, E.: Süßwasserkalke und Kalkalgenbildungen in der chattischen unteren Süßwassermolasse von Hoppetenzell, nördlich Stockach/Baden. *Geol. Jb.* **69**, 517–536 (1954).
- Schmidle, W.: Postglaziale Ablagerungen im nordwestlichen Bodenseegebiet. *N. Jb. Mineral.* **II**, 104 (1910).
- Schröter, C., Kirchner, O.: Die Vegetation des Bodensees. „Die Bodenseeforschungen“ 9. Abschn. Aus dem 25. Heft d. Schriften d. Verein für Gesch. d. Bodensees und seiner Umgebung, 1. Abt., 122 p. (1896..).
- Schweisfurth, R.: Manganknollen im Meer. *Naturwissenschaften* **58**, 344–347 (1971).
- Seely, H.M.: Cryptozoa of the Early Champlain Sea. *Vt. State Geol. Rep.* **5**, 156–173 (1906).
- Semikhatalov, M.A., Komar, Vl.A., Serebryakov, S.N.: Jüdomian complex in stratotypical area. Akad. Nauk. SSSR, Geol. Inst. Tr. **210**, 207 p. (1970).
- Serebryakov, S.N.: On the composition of Riphean stromatolite bioherms from the Eastern part of Siberia. *Izv Akad. Nauk SSSR, Ser. Geol.* **9**, 130–135 (1968).
- Serebryakov, S.N.: Stromatolites in the rhythmic Riphean beds. USSR Acad. Sci. Proc. Geol. Ser. **10**, 127–134 (1971).
- Serebryakov, S.N., Semikhatalov, M.A.: Riphean and Recent stromatolites: a comparison. *Am. J. Sci.* **274**, 556–574 (1974).
- Seward, A.C.: Plant life through the ages. New York–Cambridge: 1931, 601 p. (see p. 86–87).
- Smith, B., Anderson, F.W.: Observations on the Magnesian limestone reefs of North-Eastern Durham. *Bull. Geol. Survey G.B.* **15**, 71–85 (1958).
- Sommermeier, L.: Zur Geologie des Kartsteins. *Z. Deut. Geol. Ges.* **65** (1915); Monatsber. S. 341, Berlin (1914).
- Sommermeier, L.: Der Karstein und der Kalktuff von Dreimühlen bei Eiserfey in der Eifel. *Verh. Naturhist. Ver. Preuß. Rheinlande Westfalens. Bonn*, **70** (1914b).
- Sommermeier, L.: Neue Ooide. *Z. Deut. Geol. Ges.* **66**, Abhandl. (1915).
- Stahl, W.: Der Karabugas als Bildungsstätte eines marinen Salzlagers. *Naturwiss. Wschr.* **20**, 689 (1905).

- Stapf, K.R.: Limnische Stromatolithen aus dem pfälzischen Rotliegenden. Mitt. Pollicchia, III R. 20, 103–112 (1973).
- Steel, J.H.: A description of the oolitic formation lately discovered in the County of Saratoga and State of New York. Am. J. Sci. 9, 16–19 (1825).
- Steinmann, G.: Über *Gymnosolen ramsayi*, eine Coelenterate von der Halbinsel Kanin. Bull. Soc. Geogr. Finlande 3, 18–23 (1911).
- Szulczewski, M.: Stromatolitic structures within Middle Jurassic transgressive deposits at Wola Morawicka (Southern margins of the Holy Cross Mountains, Central Poland). Ann. Soc. Geol. Pol. XXXVII, fasc. 4, 515–528 (1967).
- Thiselton-Dyer, W.T.: Note on Mr. Barbers' paper on *Pachytheca*. Ann. Botan. 5, London (1891).
- Tilden, J.: Minnesota Algae. I. Myxophyceae. Minneapolis (1910).
- Trompette, R.: Les stromatolites du "Précambrien supérieur" de l'Adrar de Mauritanie, Sahara occidental. Sedimentology 13, 123–154 (1969).
- Truswell, J.F., Erikson, K.A.: Stromatolitic associations and their paleo-environmental significance: A reappraisal of a lower Proterozoic locality from the Northern Cape Province, S.A. Sedimentol. Geol. 10, 1–23 (1973).
- Truswell, J.F., Erikson, K.A.: A palaeoenvironmental interpretation of the Early Proterozoic Malmani dolomite from Zwartkops, South Africa. Prec. Res. 2, 277–303 (1975)..
- Tsien, H.H.: The middle and upper Devonian reef complexes of Belgium. Petrol. Geol. Taiwan 8, 119–173 (1971).
- Twenhofel, W.H.: Pre-Cambrian and Carboniferous algal deposits. Am. J. Sci. 48, 339–352 (1919).
- Tyler, S.A., Barghoorn, E.S.: Occurrence of structurally preserved plants in the pre-Cambrian rocks of the Canadian shield. Science 119, 606–608 (1954).
- Voss, A.: Die Paläogeographische Verbreitung des Rogensteins im deutschen Unteren Buntsandstein. Abh. Preuß. Geol. Landesanst. 107 (1928).
- Walcott, Ch.D.: Precambrian algonkian flora. Smithsonian Misc. Coll. 64, 77–156 (1914).
- Walter, M.R.: Stromatolites used to determine the time of nearest approach of Earth and Moon. Science 170, 1331–1332 (1970).
- Walter, M.R.: Stromatolites and the biostratigraphy of the Australian Precambrian and Cambrian. Paleol. Assoc. Lond. Spec. public. 11, 189 p. (1972).
- Walter, M.R., Bauld, J., Brock, T.D.: Siliceous algal and bacterial stromatolites in hot springs and Geyser effluents of Yellowstone National Park. Science 178, 402–405 (1972).
- Walter, M.R., Bauld, J., Brock, T.D.: Microbiology and Morphogenesis of Columnar Stromatolites (*Conophyton*, *Vacerrila*) from hot springs in Yellowstone National Park. In: Stromatolites. Walter, M. (ed.). Amsterdam: Elsevier 1976, pp. 273–310.
- Weed, W.H.: Formation of Travertine and Siliceous Sinter by the vegetation of Hot Springs. U.S.G.S. Geol. Surv. 9th. Ann. Rept. 613–676 (1889).
- Wesenberg-Lund, C.: Studier over Søkalk, Bonnemalm, og Søgyltje i danske Indsøer. Medd. fra Dansk Geol. Foren. 7, Ser. 1, Kobenhavn (1901).
- Wesenberg-Lund, C.: Studier over Søkalk, Bønnemalm, og Søgyltje i danske Indsøer. Medd. fra Dansk Geol. Foren. 7, Ser. 1 (1914).
- Wieland, G.R.: Further notes on Ozarkian seaweeds and oolites. Am. Mus. Nat. Hist. Bull. 33, 237–260 (1914).
- Wolfenden, E.B.: Paleoecology of the Carboniferous Reef Complex and shelf limestone in Northwest Derbyshire, England. Geol. Soc. Am. Bull. 69, 871–898 (1958).
- Young, R.B.: The occurrence of stromatolitic or algal limestones in the Campbell Rand Series, Griqualand West. Trans. Geol. Soc., S.A. 35, 29–36 (1932).
- Young, R.B.: A comparison of certain stromatolitic rocks in the Dolomite Series of South Africa with McDerm algal limestone in the Bahamas (1934).

第一性生产量、藻席形成和石化作用—— 含氧的和兼性缺氧的藻菌的贡献*

W. E. 克伦宾 Y. 科 恩

1. 引言

许多作者 (Gebelein, 1969; Golubic, 1973; Logan, 1961, 1964; Monty, 1967, 1972; Walter 等, 1973) 描述了现代的藻叠层石。Brock 和 Brock (1967), Castenholz (1973), Doemel 和 Brock (1974), Krumbein 和 Cohen (1974) 描述了温泉的藻席。

亚喀巴湾沿岸的海边缘湖是适合水底蓝藻席生长的一种新环境 (Friedman 等, 1973; Krumbein 和 Cohen, 1974), 它为我们提供了研究在没有海相碎屑沉积作用条件下生长藻席的机会。作者用细菌学、化学和显微镜的方法, 对湖及海底藻席的生产率以及藻席内的降解情况进行了研究。在本文中, 我们要描述的是在两个稠密的光合细菌层之下生长的一种特殊类型的蓝藻席(它们在这里进行的是特殊类型的光合作用)和在索拉尔 (Solar) 湖环境发生的石化作用。接着讨论供解释前寒武纪叠层石和石化过程的一些推断。

藻菌在其细胞壁内或壁上, 通常不分泌碳酸盐, 但它们对于研究化石藻沉积物是非常重要的, 这主要有以下两个理由: (1) 它们是前寒武系发现已知最古老的原核生物; (2) 它们产生不同类型的核形石和叠层石构造, 这些构造是典型的潮间带沉积物和浅水碳酸盐。因此, 它们作为环境标志物具有很大的意义。藻类本身的构造极少保存, 但由它们的“盛衰”所产生的构造是典型的, 不难看出它们是由于藻菌造成的。研究导致藻类本身破坏但同时却成长一个叠层石的现代环境的过程是很重要的。

2. 材料和方法

(1) 野外方法

在 1971—1974 年间, 通过自携式下潜对索拉尔湖—埃拉特以南 18 公里的一个大的岸边湖的藻席和沉积物进行了观察和采样。为了观察藻席和蒸发岩石膏-碳酸盐壳层的成长, 在湖里放置了一些可供观察的物体。样品是用直径为 5 厘米、长达 350 厘米的塑料岩芯提取器(水管)插入沉积物中取得的, 表层样品是用无菌培特利式培养皿和细菌学上用的注射器插入沉积物中取得的。然后对这些样品进行细菌学和第一性生产量的测定。作为扫描电镜 (SEM) 和电子色散 X 射线分析 (EDAX) 的样品采集后, 立即用 25% 的戊二醛 (glutaraldehyde) 经索拉尔湖水冲淡为 6% 的溶液处理。这样处理能防止渗

* 原题 “Primary Production, Mat Formation and Lithification Chances of Oxygenic and Facultative Anoxygenic Cyanophytes (Cyanobacteria)”, 作者 W. E. Krumbein, Y. Cohen.

透剧度和人为的影响。

(2) 显微镜方法

用解剖显微镜分析浅水藻席的分层和计算层的数目。用光学显微镜(相比较和努马尔斯凯干涉)鉴定和确定属种的分布,检查软泥集合体的内部和夹膜。由于硅藻全部被软泥掩盖(见图 7-1),当用扫描电镜检查没有任何结果时,还经常用光学显微镜观察到含有大量的硅藻标本。用扫描电镜研究藻席的超微形态、成分和石化程度。用 EDAX 和 ORTEC 仪进行的电子色散 X 射线分析,来测定钙化度和硫化铁在几类典型细菌和藻细胞上的发育情况。应用努马尔斯凯干涉的光学显微镜和扫描电子显微镜方法的比较,使我们能够区分碳酸盐球粒和藻类群体(见 Krumbein, 1975)。

(3) 细菌学的方法

如同 Krumbein (1971) 所论述的,通过选择介质的办法来测定异养菌。

使用 Brock 和 Brock (1967) 介绍的碳 14 法, Schramm (1968) 介绍的氧失散法测量藻席的生产率。利用一些生物积极向光源滑移的性能培养出纯的 *Oscillatoria limnetica*, *O. salina* 和 *Microcoleus* sp.. 穿过 0.5—1% 琼脂培养基的滑移运动可滤掉细菌。在各种浓度的硫化物中通过测量 CO₂ 的光同化,测试 *Oscillatoria* 的缺氧的光合作用。通过利用高峰为 580 毫微米和 700 毫微米的干涉滤光器,获得在特殊波长中 CO₂ 的光同化作用。用“黄泉辐射仪”光度计测量光的辐射强度。用 Cary 14 分光光度计测量藻附近的光吸收。利用具硫化银电极的 Orion Res. ph 计量器,在介质中进行硫化铁的测定。根据 AgNO₃ 的容量滴定获得标准曲线。一个试验装置可使我们同时测量硫化物的消耗和 CO₂ 的光同化。这种试验过程保证完全抑制光系统 II, 才能够在没有氧失散的情况下正确地测定 H₂S 氧化与 CO₂ 光同化之间的化学计算比 (Cohen 等, 1975a, b)。

3. 索拉尔湖四种不同类型藻席的描述

(1) 浅水平坦藻席

索拉尔湖是一个海边的小湖,面积 140 × 60 米,最深 5 米。它的水位由于夏天的蒸发作用和海水渗过索拉尔湖与开阔海之间 60 米宽的沙坝引起水量的改变而发生变化 (Krumbein 和 Cohen, 1974)。水位变化达 50—60 厘米。因此,夏季部分浅水藻席露出水面,直接暴露在阳光下。软泥龟裂纹发育 (Friedman 等, 1973)。在湖的浅水区,平坦的叠层石藻席发育,呈薄的纹层状,最厚达 120 厘米。在夏季,球状蓝藻 (*Aphanothecace* 和 *Aphanocapsa*) 与硅藻混合层发育。这两种蓝藻和硅藻对光氧化不如丝状蓝藻敏感。在冬季,丝状蓝藻 (*Oscillatoria*, *Spirulina*, *Lyngbya*, *Microcoleus*) 与一些屈曲细菌混合层取代了夏季藻席(插图 1 和 2)。通过对夏季藻席遮盖 1—2 天的办法,能清楚地表明纹理是季节性的类型,而不是通常描绘的昼夜韵律。假使是这样的话,底部丝状蓝藻就会穿过球状蓝藻和硅藻的夏季藻席。

在野外和实验室里测量了浅水藻席的第一性生产量,产值达每天每平方厘米 8—12 克。这样得出的年生长速度为 14 毫米。而根据纹理计数和碳 14 放射性年代测定 (Krumbein 和 Cohen, 1974) 所获得的加积量仅有 0.5—1 毫米。由此推断,原先产生的有机质大约 95—99% 都腐烂了,并且这种降解过程在有机质生成后就开始了。因此,我们

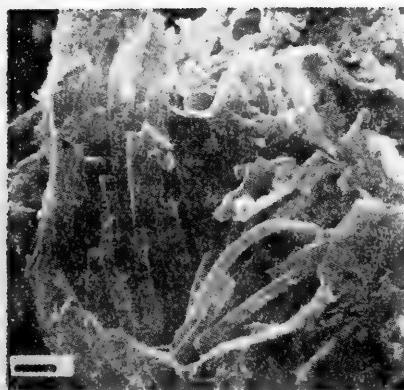


插图1 浅水区(类型I)冬季丝状蓝藻藻席中的 *Oscillotaria* sp.。几束藻丝被软泥包裹。——=10微米

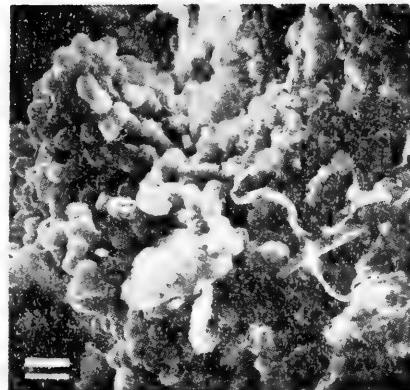


插图2 在典型的索拉尔湖夏季球形藻菌-硅藻藻席中,较紧密填集的 *Aphanothecum* 的堆积体。读者能发现一些被软泥覆盖的 *Nitzschia* sp.。扫描电镜显微照片;——=10微米。

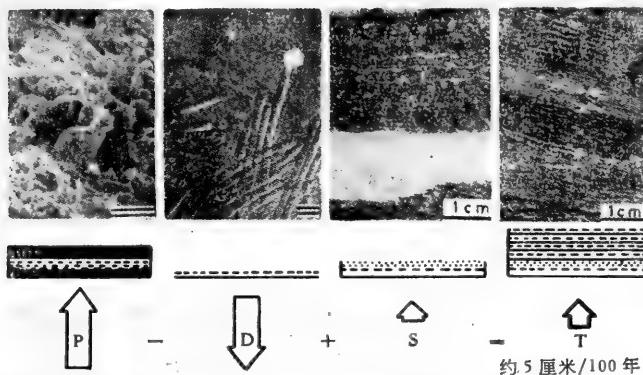


插图3 浅水平坦藻席(DI)的物质加积图解。——=10微米;(P)表示生产量,较高,由层状交替的夏季和冬季藻席组成。(D)表示降解或分解,由于形成了还原环境和极高的生产率而使降解或分解不完全。*Oscillatoria* 和 *Microcoleus* 与球形藻和硅藻共同形成被软泥覆盖的巨大集合体。努马尔斯凯显微照片显示 *Oscillatoria* 和一个偶见的 *Spirulina* sp. 的腐烂过程。(S)表示沉积物,少而偶见,原因在于只有偶尔发生的降雨洪水从周围变质岩山脊把物质冲到湖中。(T)表示总加积,速度约为每100年5厘米。

利用 Golubic (1973) 介绍的图解表示法,能估计出浅水藻席总的加积速度(图3)。由于细菌作用而减少的第一性生产量,加上主要由于降雨洪水带来的碎屑沉积,从而得出总的加积速度为每100年5厘米。组成浅水藻席的生物如插图1和2所示。从图3我们可以得到一个具有夏季和冬季纹层的印象。

(2) 尖顶藻席

正象 Golubic (1973) 描述的那样,在水深1.2—2.5米的索拉尔湖斜坡上,覆盖着尖顶藻席(插图4)。在波斯湾,它们出现在浅水平坦类型藻席的上部。而在索拉尔湖,它们却出现在这些藻席的下部。在上述两种情况下,尖顶类型似乎是与非常快速的腐烂过程

有关，在索拉尔湖的情况是，腐烂过程是由于藻席的上、下充氧作用引起的（富氧的水从藻席下渗到湖里）。在夏季，湖水分层之前几周（Krumbein 和 Cohen, 1974），如同 Golubic (1973) 所描绘的石膏沉淀在这些具有“疱状”外貌的藻席上。石膏很快重新溶解，但尖顶的型式却被保存下来。如插图 5 所示，由于氧气泡和对流的混合引起了尖顶藻席以较大的斑块向上浮动。此时，石膏继续沉淀，形成一个富藻石膏壳层，它对湖的这一部



插图 4 索拉尔湖的尖顶藻席 (DII)，水下照片，尖顶高 1—3 厘米。



插图 5 向上浮动的尖顶藻席斑块 (DII)。向上浮动的这一过程大大增强了尖顶藻席之下石膏壳层的生长。

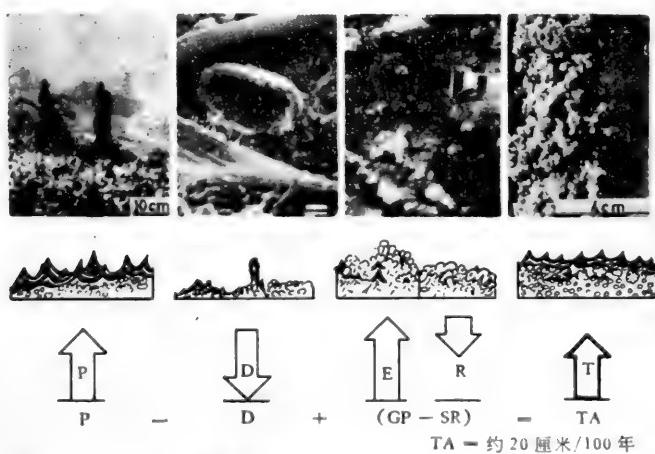


插图 6 1—4. 尖顶藻席加积速度图解 (DII)，——= 1 微米。生产量 (P) 较高，但由于快速降解 (D) 立即相抵消。降解作用是尖顶形成的部分原因，但似乎也与石膏沉淀所形成的“疱”有关系 (3)。一个瘪下去的 *Aphanothecce* 细胞显示出一些碳酸盐结晶。细菌栖居在硅藻上。一个异养生物的微群体位于 (2) 里所描绘的腐烂环境的右侧上部。丝状细菌也在活动 (底部)。在夏末，石膏沉淀增加，由于缺氧腐烂使得一些硫酸盐减少 (R) 而达到平衡。这样产生的沉积物 (1) 是一个石膏与有机质混合物的集合体。

位沉积物的加积起很大作用(插图6)。

(3) 蓝藻和光合作用的菌膜

在湖水较深的地方,整个一年的循环都处于超盐环境。温度达到50—60°C,进一步促使石膏以更快的速度沉淀。藻类和细菌在快速增长的石膏壳层上生长,并不断受结晶作用的阻碍。在5年之内,事先放在这一位置的物体裹上了一层与霰石薄层交替厚5—6厘米的石膏层。在夏季,全混合(holomixis)期间,丝状藻类和硅藻的薄层发育在这种石膏壳层的上面,而在冬季,具有光合作用的菌类和一些硅藻产生一种红色的膜。在壳层内部的10—15厘米深处人们仍能发现在多孔壳层物质之上的红色和绿色膜。因为石膏壳层快速生长,同时在同一水深的*Artemia salina* 主要以藻类和细菌为食,所以这里很少产生和保存有机质。另一方面,由于高盐度和高温,石膏大量沉淀。所以总的加积速度也高(插图7)。看来,含有霰石薄层的石膏沉积物从湖的这一部分向湖的中心方向增长。因而,沉积物侧向加积超过垂向加积;并且这种湖的完全填充更多的是由于这种加积作用,而不是沉积物在湖底的缓慢堆积(见下文)。

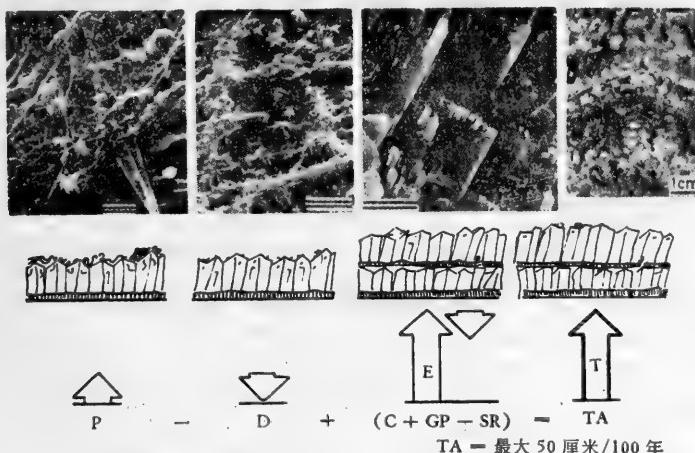


插图7 1—4. 蓝藻和菌膜图解(DIII), \equiv =10毫微米。生产量(P)很低,仅在石膏和碳酸盐晶体之上形成薄膜。(1)表示与丝状藻菌、丝状细菌、杆菌和大细菌一起的 *Nitzschia*。(2)中,由于腐烂作用 *Oscillatoria* 完全变形。在藻丝状体上有大量的石膏和碳酸盐晶体。右上方:一些细菌着生在被软泥覆盖的矿物表面。(3)表示具有一些粘附细菌的石膏的生长型式。(4)表示含有薄的碳酸盐岩层、一些有机物质和厚的石膏层的最终沉积物。因为斜坡在全年都具有很高的含盐度和在层理成岩期间温度达50—60°C,所以总的加积量很大。

(4) 丛卷毛状藻席

湖底丛卷毛状藻席,就其本身来说,并不少见。*Golubic* (1973) 描述了很多这样的藻席。这些藻席出人预料的事实是,它们在完全缺氧的环境下生长茂盛,光合作用活跃;只有在冬季停滞的环境下每日每平方米产生大约5克有机碳。在夏季,它们或者由于粘液菌的活动在湖底全部分解,或向上漂浮在有氧的环境下腐烂。在H₂S达39ppm时,人们观察到这种湖底藻类生长得很繁盛。这表明在光线极微弱的环境里,位于两层光合硫细菌之下的丛卷毛状 *Oscillatoria* 藻席出人预料的发展(*Krumbein* 等,在付印中),主要是由于以下的原因,即在缺氧和富含H₂S的环境下,索拉尔湖的 *O. limnetica* 能够

进行缺氧(依赖 H_2S) 细菌型的光同化作用,而在一定限度的 H_2S 浓度之下它又能转变成“正常的”有氧的光同化作用(见 D)。因此,这种藻类要得到尽可能多的光线,就有向上漂浮的趋势,并且本身也尽可能呈松散状分布。另一方面,它们又需要较高浓度的 H_2S 。由于大多数 H_2S 是从湖底迁移来的,这就使得丛卷毛状的藻类种群保持在比较靠近湖底的地方。

因而,在富含 H_2S 的环境下冬季有机物质的较高生产率和形成的藻席被夏季时藻席有氧和缺氧的腐烂所抵消。由于硫酸盐减少,部分石膏沉积重新溶解。因此,形成了含有针状石膏腐烂藻类的混合物,这种混合物几乎没有层理或纹理(插图 8)。总的堆积速度也较高,但低于高盐的、热的含氧斜坡。

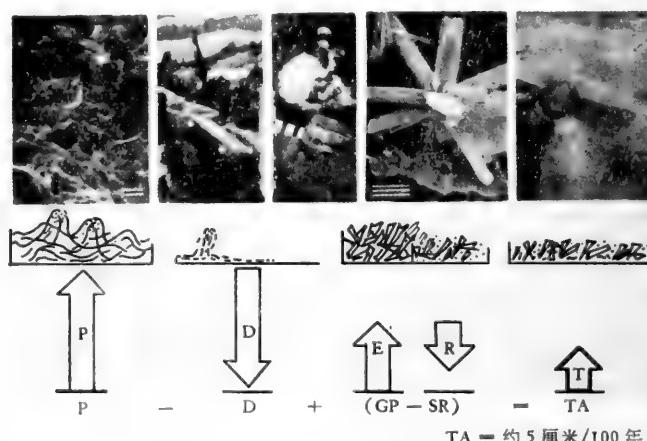


插图 8 1—5. 从卷毛状藻席加积速度图解 (DIV)。 $\text{——} = 10$ 毫微米。(1) *Oscillatoria* 藻席的典型特征(明亮部分)是硫细粒分布在细胞上,(2) 生产量高, 5 克 (每天每平方米)。在完全混合期间, 部分藻席上浮而腐烂,(3) 其它部分被藻席上形成“大噬菌区”的粘菌所分解。(4) 石膏沉淀由于硫化物的减少而达到局部平衡。(5) 最终的沉积物(表面观)由淡绿色腐烂藻泥及其中的石膏集合体组成。在顶部 20 厘米, 有机质浓度约为 5% (有机碳)。

在这个小湖中出现四种不同类型的藻席,其中仅一种藻席形成藻类纹层岩;一种藻席(即膜)以纹层状的霰石石膏层为特征。另外两种藻席由于碳酸盐的浓度低而产生了不具纹层的石膏沉积物。

4. *Oscillatoria limnetica* 的兼性缺氧的光合作用

(1) 野外观察

通常蓝藻席仅出现在含氧的或微含氧的环境下,但在许多地方已观察到藻菌在低氧浓度下生长得更旺盛。对在两个分开的光合硫细菌层之下的这些稠密的 *O. limnetica* 种群的观察结果,表明了它们与 H_2S 有密切关系。另外,我们在类似那些硫氧化光色互变细菌的藻丝状体表面,观察到硫的细粒。冬季在野外采集的 *O. limnetica* 丝状体经常是带白色的,而不是通常所见到的鲜明绿色。这就使得我们有可能分析它们是否是一种罕见的生理学类型。

(2) 实验室试验

从底部藻席中分离出丝状藻菌 *O. limnetica*, 并清洗纯净。然后用上述细菌学方法对它进行试验。结果表明, 虽然这种藻菌有典型含氧的光合作用, 但它还能够利用在 CO_2 的光同化中作为唯一电子供应体的 H_2S 与单独的光系统 I 作用, 在缺氧的环境下进行光合作用。该试验表明, 当光系统 II 由于 DCMU (敌草隆) 的存在而受到抑制, 或因其应用 700 毫微米波长的单一光而没有受到激发时, 在含氧的环境下 CO_2 不被光同化。 H_2S 浓度为 1.2—4 毫摩尔, 在存在 DCMU 同时也用 700 毫微米波长的光, CO_2 的光同化则能照常进行。长波长的光与短波长的光相比, 两者光合作用的效率是一样的。正像所预料的电子供应体那样, 当进行 CO_2 光同化时, 介质中 Na_2S 浓度以一个固定的速度下降。如同这种光合作用类型与硫细菌光合作用类型进行比较所能预料的那样, Na_2S 耗损与固定下来的 CO_2 的化学计算比例是 2。 CO_2 的光同化作用以 3—4 毫克摩尔浓度 Na_2S 同样的速率, 在含氧有水的条件下进行。仅当在缺氧的环境下使用 0.5 和更少毫摩尔 H_2S 时, 光同化约减少到 30%。假定, 在低的 H_2S 浓度下, 光系统 II 已受到抑制, 而这种 H_2S 浓度还不足以允许效率高的电流通过。对于效率高的缺氧的光同化, 需要一个较高的临界浓度。

现已知某些蓝藻和绿藻除了进行含氧的光合作用以外, 还能够以 H_2 进行 CO_2 的光致还原。在这种情况下, 人们发现除光系统 I 以外, 一部分光系统 II 也有活性。在 *O. limnetica* 的品系中, 两个光系统都充分发育, 都有活性。另外, 当 H_2S 电子供应体减少到一定浓度时, 光系统 I 能够不依靠光系统 II 有效地维持生命 (Cohen 等, 1975a)。

(3) 环境的和进化的推断

从索拉尔湖丛卷毛状藻席中分离出的 *O. limnetica*, 在光合作用灵活性上似乎 是首次报道的具有上述两类光合作用生长的生物。对于环境条件急剧变化的诸如单对流的索拉尔湖出现的那样的环境来说, 这确实是一个难得的优点。这个 *Oscillatoria* 能够在通常仅有依靠 H_2S 进行光合作用的光合硫细菌才能生存的环境里生长。在活化光系统 II 的短波光线不受限制的条件下, 它也能利用 H_2O 作为两种光系统使用的电子供应体。因而, 这些生物不受可利用特定的电子供应体地方特殊生态系统的限制。它们既能在无氧和富含 H_2S 的环境下, 也能在氧气充足及高光线强度的充分搅动环境下繁茂生长。因为 *O. limnetica* 表现出含氧和缺氧的两种光合作用类型, 故推测它的进化地位是令人感兴趣的。这种蓝藻很可能是代表一种再次特化, 即返回到不具有光系统 I 和 II 的细菌是典型的缺氧光合作用, 通常将细菌看作能利用光能的最早生物。此外, 这种藻类代表也可能介于两种光合作用类型之间的过渡生物, 在特殊环境下幸存下来。

光系统 II 突变体离析的可能性若成为现实, 将有助于弄清楚光系统 I 与 II 之间的关系(此关系至今仍有争议)。正像 Fenchel 和 Riedl (1970) 采用“硫生物群落”的术语时所提议的索拉尔湖底部藻席可以作为研究硫化物起主导作用的硫生物小区的一个模式。Cohen (1975) 和 Brock (1973) 发表了关于 *O. limnetica* 及一般进化讨论的意见。虽然我们关于 *O. limnetica* 品系的进化意义在很大程度上是推想的, 但有必要重复的是, 这种生物是首次报道的在缺氧有 H_2S 情况下也具有含氧的光养能力的生物。

可是, 另一个特征是藻菌对氧很敏感的能力, 此特征再次说明藻菌与原始光合硫细菌之间有密切的进化关系。同时有必要说明的是, 由于某些原因, 索拉尔湖的第一性生产率在迄今所记载的湖水自然不受污染方面具有很重要的价值。在缺氧的环境下竟有这样高

的生产率,实在是令人惊讶 (Cohen 1975)。在缺氧环境下的这种生产率类型可以有助于甚至增进捕获还原环境下的大量有机物质。通常认为这种条件对形成碳氢化合物沉积是有利的。因此,在藻席中描述的缺气和缺氧光合作用的类型不仅对大量化石碳氢化合物的生成起一定作用,而且还可以解释它们大量存在的原因。

5. 蓝藻藻席石化作用的可能性

(1) 有机物质的分解

我们用几个方法研究了索拉尔湖藻席有机质的分解。并将测量的生产率和每年加积的速度作了比较,证明初始生产的有机质只有 1—4% 被加积在藻席内。现代叠层石藻席的水含量较高(插图 9),从而有助于沉积物中较深处的细菌活动。据记载,直到 80 厘米深都有 *Desulfovibrio* 的活动。我们在特殊情况下对细菌进行的测定表明,异养细菌在 80 厘米的深度仍有活动。因而,在有氧的表层破坏了初始产量的 95—99% 以后,生物腐烂的过程延续到某种程度的缺氧环境之下。

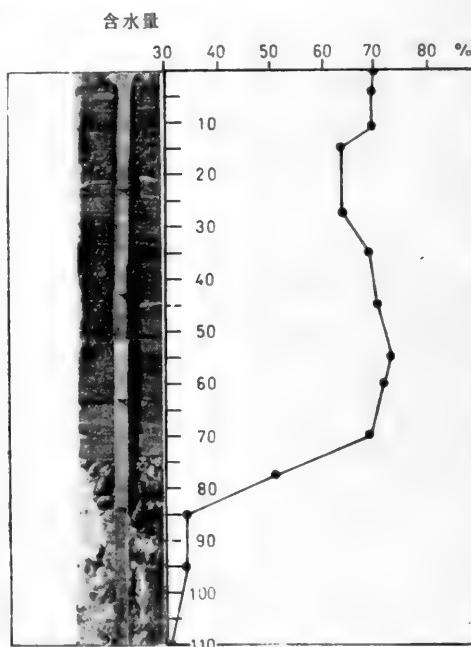


插图 9 浅水藻席与不同成因的下伏石膏沉积物的完整岩芯。注意由 *Berosus* 钻的孔,在具有深色细纹理的白色碳酸盐微粒中增加。在 78 厘米处,测定的年龄为距今 2400 年。藻席的水含量仍旧较高,这表明降解和成岩作用还在继续,而石膏沉积物却已经脱水了。

因此,在此环境中有机质的分解是一个快速和高效率的过程,这一过程在较深的沉积层中主要由厌氧的异养细菌控制。

通过把 $^{35}\text{SO}_4^{2-}$ 注入到特定深度的藻席和从产生的放射性 S^{2-} 及余留下的放射性硫化物中取样检验,获得有关 *Desulfovibrio* 活动数量的资料 (Jørgensen 和 Cohen, 在付印中)。该实验发现, *Desulfovibrio* 不仅对上部的腐烂作用至少起到 10% 的作用,而且在由于高速还原而残存大量有机质的深部藻席内仍有活动。据此方法推断,有机化合

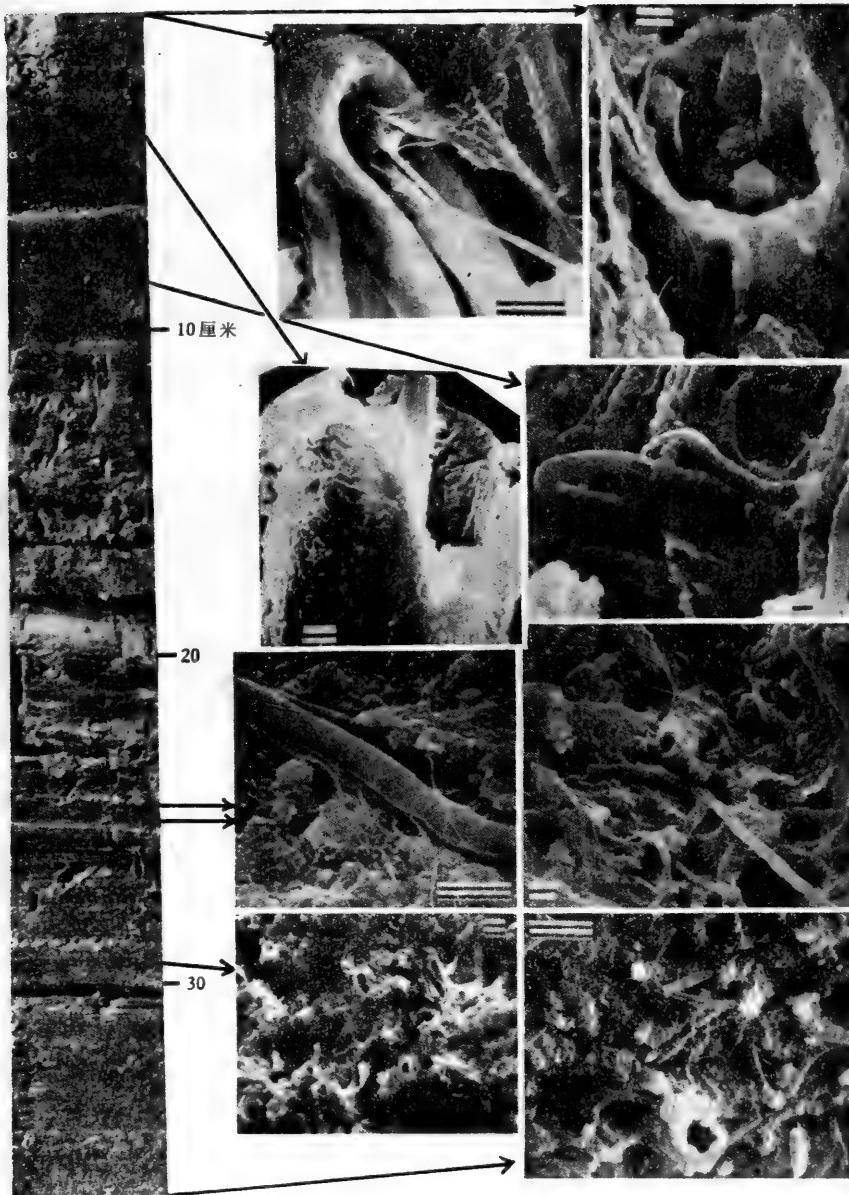


插图 10 浅水平坦藻席的上部(DI)及其不同深度样品的扫描电镜显微照片。具有粘附屈曲细菌的 *Oscillatoria*, *Lyngbya* 和 *Microcoleus* 藻束, 其表面仍有生物的活动。在 3—5 厘米深的 *Microcoleus* 藻束已经变形, 并且细胞液外溢到周围物质中。中空的藻丝是不久前完全解体的(底左侧和图 11—13), 或以碳酸盐外壳包裹(底右侧, 图 15)。几丁物质(*Artemia salina*)保存较好。(——=10 毫微米, ——=1 毫微米)。

物, 即主要在上部藻席区制造的光合物, 必然要向下迁移约 5—10 厘米到达现代叠层石的缺氧部分。

因为有机质向藻席的较深部迁移, 使得这些纹层岩中有机质的降解更加复杂化。有机碳、有机氮、碳硝基比值也表明腐烂过程直到藻席内约 30 厘米深处还在进行 (Krum-

bein 等,在付印中)。这种作用似乎由于钻孔生物在藻席上部穿孔而加速(可能是一种甲壳虫类——*Berosis* sp. 所钻; Por, 私人通讯)(插图 10)。

在微生物引起的降解之后,紧接着腐烂过程便开始了早期成岩作用。继之,有机化合物可能开始向接近于孔隙较多和有机质浓度较低的沉积物中迁移。

(2) 构造的破坏

在插图 10 中,我们收集到在一个纹层状藻席中随着深度增加生物构造逐渐变形和分解的一些资料。对藻席中不同深度 *Microcoleus* sp. 的单个藻丝和藻丝束的比较观察,人们看到在上述环境范围内生物构造迅速腐烂的情况。在成岩作用的早期阶段几丁物质保存较好,但多数藻类构造却消失得比较快。在插图 11、12 和 13 中,用不同深度的标本较详细地表明了藻类丝状体很快转化成不能辨识的构造。这个过程在多数情况下与交代原来生物构造的碳酸盐矿物和集合体一道进行。Hartmann 等(1973)按照现代海相沉积物预测了上述变化过程的定量关系。

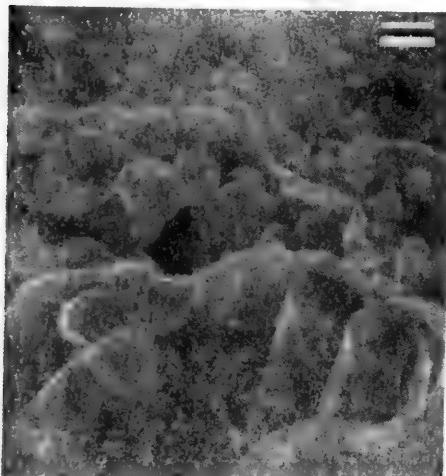


插图 11 藻席表层 *Oscillatoria* 的丝状体
扫描电镜显微照片, —— = 5 毫微米。



插图 12 藻席较深部 *Oscillatoria* 的丝状体,
软泥套腐烂, O. 本身似乎分解成粘液质的物
质。—— = 10 毫微米。

如插图 10 和 14 所见,丝状的细菌、屈曲菌、杆菌、球菌,可能还有真菌多半都包含在腐烂的藻类丝状体和球状藻类中。尽管 pH 值为 6.7—7.3 时不利于二氧化硅的溶解,Krumbein 和 Cohen (1974) 还是证明了硅藻可以被生物地球化学反应和直接与细菌接触所分解。

(3) 有机体的保存

虽然迅速和高效率的腐烂过程在现代藻席内正在大规模地继续进行(插图 10,14),但由于在藻类细胞壁上沉淀有碳酸盐,而使一些生物构造可以被化石化。插图 15 表示不仅在藻细胞上形成的无结构的碳酸盐,而且在藻类丝状体之上形成的一些霰石针状体都是“化石化”的细菌。因为这些作用发生在藻席内 5 厘米以下的地方(插图 10),故可以断定没有光合的 CO₂ 吸收,但在藻类物质的细菌降解期间,多半复杂化的生物地球化学反应才使得在这种环境中的藻类构造进行最后的钙化作用。这种叠层石的矿物学分析表明,在上述有机质极为丰富的环境中,碳酸盐形成的生物地球化学反应超过了物理-化学条

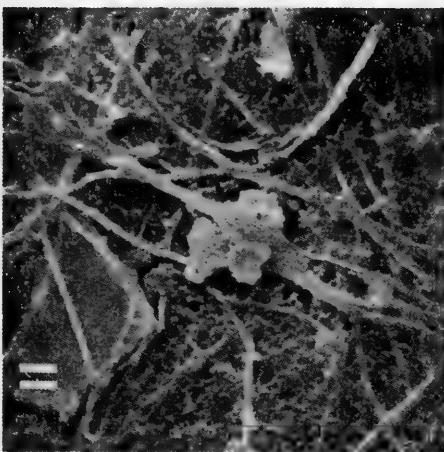


插图 13 在 40 厘米深处的 *Oscillatoria*, 较少分离的藻丝残余物出现在具典型三明治构造的泥晶碳酸盐岩层中(见正文), —— = 10 毫微米。



插图 14 藻席中的腐烂环境。一个大的球状藻菌(可能为 *Aphanoshece*)着生在丝状藻束的粘液鞘上。球状藻遭到真菌(或细菌)菌丝的破坏和穿孔。丝状的细菌,杆菌和球菌栖居于腐烂的环境里。

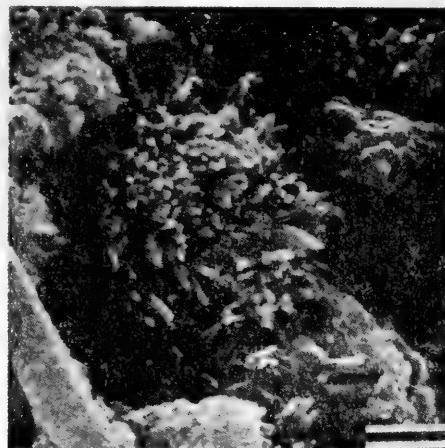


插图 15 在 *Microcoleus* 和 *Oscillatoria* 的中空的藻丝上的泥晶套(左)和针状晶体。—— = 2 毫微米。

件。在现代各种环境中除淡水(沙漠环境)和海相碎屑沉积(封闭的海边湖)外,在藻席中都没有石膏沉淀几乎存在各种形式的碳酸盐(霰石,低和高的镁方解石和铝方解石及白云石)。Krumbein (1974, 1975), Krumbein 和 Cohen (1974) 和 Krumbein 等(在付印中)提供了更多有关有机体构造的保存和有机质与钙化作用之间关系方面的资料。

(4) 构造的保存

保存下来的生物构造在大小或形态上可能与原来的生物截然不同,以致原来的生物本身与其保存的构造极不相像。在插图 16 中,我们列举了 *Microcoleus* 的藻丝体由于腐烂作用而转变为厚的镁方解石构成的似球形延长的构造就是一例。这些构造是比藻类丝状体束大得多,鉴于这里用扫描电镜方法没有发现管状或更小的构造,我们只能根据现代环境的知识来推断,上述构造是以前的藻类丝状体束。这种延长形构造右侧的瘤状物(核

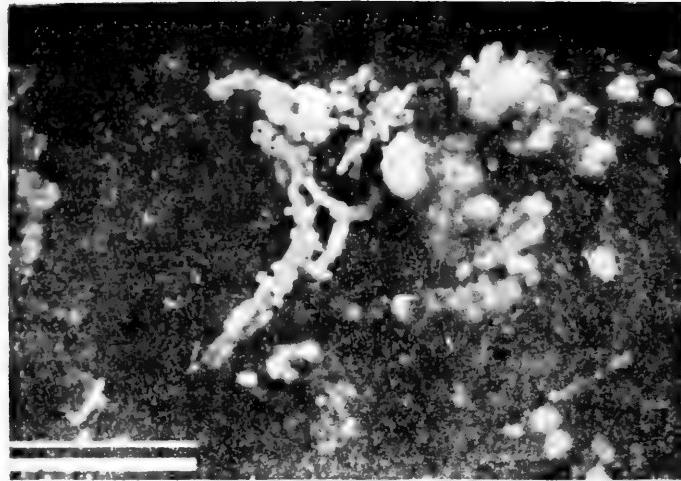


插图 16 丝状体构造和瘤状物构造，两者均比埋藏于腐烂藻席有机物中的原来生物大得多。——= 2 毫米。

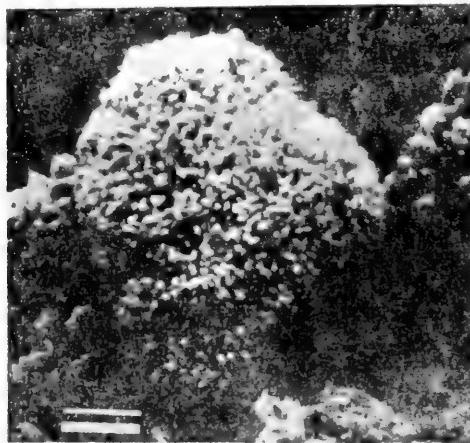


插图 17 从藻席中分离出一个异养杆菌，再通过实验室人工培养成细菌球粒（——= 5 毫微米）。这种球粒只有将细菌样品放入低营养浓度的海水中，才能形成。在无菌操作的情况下，则不产生沉淀。细菌细胞是光滑的。



插图 18 埃拉特(亚喀巴湾)南约 40 公里，布尔卡角 (Ras Burqa) 南更新世叠层石纹层岩的露头。这些纹层岩成为包括海边潟湖和藻席形成物在内的较高海平面的证据。沉积物局部被干涸河口侵蚀。露头离现代海岸 150 米。

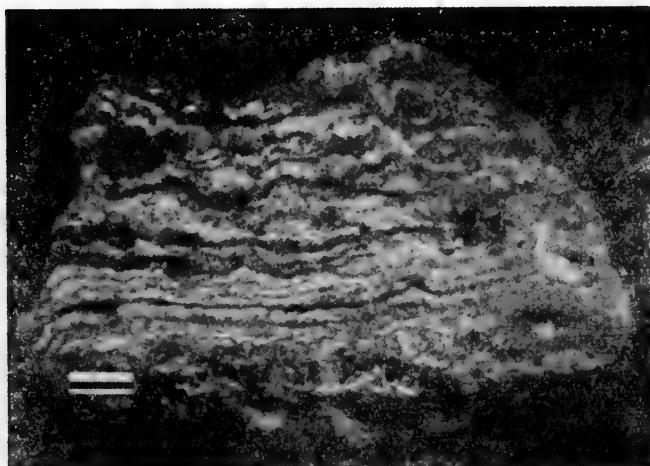


插图 19 图 18 中的碳酸盐-石膏-有机质纹层岩。白色层是石膏和碳酸盐。褐色层是有机质和碳酸盐。这里的藻类物质与现代索拉尔湖的相比，凝结得更紧更坚实。在这些沉积物中还没有发现过类似藻类丝状体或细菌的构造。——= 1 厘米。

形石)有时是由细菌沉淀碳酸盐产生的,如图 17 所示。采自索拉尔湖藻席的一个异养杆菌在实验室里用 0.01% 的乳酸和含盐度为 28% 的海水混合液进行单纯的人工培养,产生出这种细菌碳酸盐球粒。无菌操作就没有任何碳酸盐产生 (Krumbein, 1973, 1974)。夏季浅水藻席中经常出现的类似于 *Aphanocapsa* 和 *Aphanothecce* 的球状藻,在其粘液包被之上也可以产生这样的小球体。Krumbein (1975) 曾论证了这一过程。

生物体并不是在这些藻席环境里所保存的唯一构造。叠层石藻席纹理的保存更为突出和重要,按照 Monty (1967) 和 Gebelein (1969) 的论证,它是日变纹理,而按照索拉尔湖浅水藻席的情况,则是季节纹理。索拉尔湖是由于不同生物的共生和后来不同的钙化作用,而百慕大群岛藻席和许多其它叠层石的环境是由于不同的捕捉沉积物的类型,导致纹层状的沉积岩发育。沿亚喀巴湾也出现石化叠层石的一些接近现代环境的实例,其中之一如插图 18 和 19 所示。在亚喀巴湾沿岸,有许多升高的珊瑚礁和其它更新世海平面变化的迹象,从而表明过去海面或高或低于当前的海面。因此,在古代海面较高的时期,掩埋并保存了叠层石环境,这一点并不令人惊讶。在插图 18 中,我们见到上述的一个古代封闭的潟湖,或海边的环境,无覆盖,局部被现代干涸河口侵蚀。亮层大多是蒸发盐沉积的碳酸盐-石膏混合物,而近看暗层和一部分白色层是具有上述典型碳酸盐构造的古代藻类纹层岩。

〔曹瑞骥 译〕

参 考 文 献

- Brock, T.D.: Evolutionary and ecological aspects of cyanophytes. In: *The Biology of Blue-green Algae*. Carr, N.G., Whitton, B.A. (eds.). London: Blackwell 1973, pp. 487–500.
- Brock, T.D., Brock, M.L.: The measurement of chlorophyll, primary productivity, photophosphorylation and macromolecules in benthic algal mats. *Limnol. Oceanogr.* **12**, 600–605 (1967).
- Cohen, Y.: Dynamics of prokaryotic photosynthetic communities of the Solar Lake. Ph. D. thesis, Jerusalem (1975), 125 p.
- Cohen, Y., Padan, E., Shilo, M.: Facultative anoxygenic photosynthesis in the cyanobacterium *Oscillatoria limnetica*. *J. Bacteriol.* **123**, 855–861 (1975a).
- Cohen, Y., Jørgensen, B.B., Padan, E., Shilo, M.: Sulphide dependent anoxygenic photosynthesis in the cyanobacterium *Oscillatoria limnetica*. *Nature* **257**, 489–492 (1975b).
- Castenholz, R.W.: Ecology of blue-green algae in hot springs. In: *The Biology of Blue-green Algae*. Carr, N.G., Whitton, B.A. (eds.). Oxford: Blackwell 1973, p. 379–414.
- Doemel, W.N., Brock, T.D.: Bacterial stromatolites: Origin of laminations. *Science* **184**, 1083–1085 (1974).
- Fenchel, T., Riedl, R.J.: The sulfide system: A new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar. Biol.* **7**, 255–268 (1970).
- Friedman, G.M., Amiel, A.G., Brown, M., Miller, D.S.: Generation of carbonate particles and laminites in algal mats, example from sea-marginal pool gulf of Aqaba, Red Sea. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bull.* **57**, 541–557 (1973).
- Gebelein, C.D.: Distribution, morphology and accretion rate of recent algal stromatolites, Bermuda. *J. Sed. Petrol.* **39**, 49–69 (1969).
- Golubic, S.: The relationship between blue-green algae and carbonate deposition. In: *The Biology of Blue-green Algae*. Carr, N.G., Whitton, B.A. (eds.). Oxford: Blackwell 1973, p. 434–472.
- Hartmann, M., Müller, P., Suess, E., Van der Weijden, C.H.: Oxidation of organic matter in recent sediments. *Meteor Forsch.-Ergebnisse, Reihe C*, **12**, 74–86 (1973).
- Jørgensen, B.B., Cohen, Y.: Solar Lake V Algal mats sulfur cycle. *Limnol. Oceanogr.* (in press).
- Jørgensen, B.B., Fenchel, T.: The sulfur cycle of a marine sediment model system. *Mar. Biol.* **24**, 189–201 (1974).
- Krumbein, W.E.: Sediment microbiology and grain size distribution as related to tidal movement, during the first mission of the German underwater laboratory "Helgoland". *Marine Biol.* **10**, 101–102 (1971).
- Krumbein, W.E.: Mikrobiologische Untersuchungen zur Fällung von Kalziumkarbonat aus Meerwasser. In: Bah (Ed.) *Jahresberichte, Hamburg* 1973, p. 50–54.
- Krumbein, W.E.: On the precipitation of aragonite on the surface of marine bacteria. *Naturwissenschaften* **61**, 167 (1974).
- Krumbein, W.E.: Biogenetic monohydrocalcite spherules in lake sediments of Lake Kivu (Africa) and the Solar Lake (Sinai). *Sedimentology* **22**, 631–634 (1975).
- Krumbein, W.E., Cohen, Y.: Biogene, klastische und evaporitische Sedimentation in einem mesothermen, monomiktischen ufernahen See (Golf von Aqaba, Sinai). *Geol. Rdsch.* **63**, 1035–1065 (1974).
- Krumbein, W.E., Cohen, Y., Shilo, M.: Solar Lake, Sinai: The stromatolitic algal mats. *Limnol. Oceanogr.* (in press).
- Logan, B.W.: *Cryptozoon* and associated stromatolites from the recent Shark Bay, Australia. *J. Geol.* **69**, 517–533 (1961).
- Logan, B.W., Rezak, R., Ginsburg, R.N.: Classification and environmental significance of algal stromatolites. *J. Geol.* **72**, 68–83 (1964).
- Monty, C.L.V.: Distribution and structure of recent stromatolitic algal mats, eastern Andros islands, Bahamas. *Ann. Soc. Geol. Belg.* **90**, 55–99 (1967).
- Monty, C.V.L.: Recent algal stromatolitic deposits, Andros Islands, Bahamas. Preliminary report. *Geol. Rdsch.* **61**, 742–783 (1972).
- Schramm, W.: Kontinuierliche Messung der Assimilation und Atmung mariner Algen mittels der elektrochemischen Sauerstoffbestimmung. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **13**, 275–287 (1968).
- Walter, M.R.S., Golubic, S., Preiss, W.V.: Recent stromatolites from hydromagnesite and aragonite depositing lakes, near Coorong Lagoon, South Australia. *J. Sedimentol. Petrol.* **43**, 1021–1030 (1973).

骨 骼 叠 层 石*

[英] R. 赖丁

1. 引言

人们通常认为叠层石是生物-沉积构造，但形成它们的生物却难得保存。化石叠层石是由微生物，特别是由蓝藻捕获和粘结沉积物而形成的解释，实质上是根据对现代生存叠层石表面的调查获得的。然而，有一些叠层石的确包含大量钙化的藻丝体，因而在内部结构上与“正常的”叠层石很不相同。我建议用骨骼叠层石 (*skeletal stromatolites*) 和骨骼核形石 (*skeletal oncolites*) 的术语称呼它们。骨骼叠层石的简要定义是：在骨骼叠层石中，对其形成起重大作用的生物通常象钙化的化石那样保存下来。而“正常的”叠层石中的微生物是不钙化的，故又可称为非骨骼叠层石 (*nonskeletal stromatolites*)。

2. 叠层石、核形石和多孔层藻 (*porostromata*)

在以前人们就认识了具有内部细管微构造的叠层石，但因术语混乱，它们的重要性不为人们所注意。这种情况是由于 Pia (1927, 36—40 页) 区分出海绵层 (叠层石或核形石) 和多孔层藻 (钙质管形微体化石) 造成的。乍一看，这种区分是有用的，因为它把外形和内部微构造分开。但是这种区分被曲解了，人们把海绵状层和多孔层藻当作彼此独立的化石群，认为海绵状层是具有“海绵状层”微构造的纹层状沉积物，也就是格状组构的泥晶灰岩，而认为多孔层藻是管形微体化石。因而，Johnson (1963, 29 页) 把宾夕法尼亚系的海绵状层看作“几乎没有微构造”的，但是他把内部含有小管的核形石，如 *Osagia Twenhofel* 和 *Somphospongia Beede* 置于多孔层藻。同样理由，Johnson (1961, 1915 页) 把 *Ottonosia Twenhofel* 也置于多孔层藻。正象 Pia (1927) 所认为的那样，*Osagia* 和 *Ottonosia* 是核形石，但它们部分又是由钙化管组成，所以对其中的一些化石可以应用多孔层藻中的属名。因此，它们主要是由钙质管组成的核形石，大部分是多孔层藻，在这一点上可把它们看作骨骼核形石。

如把骨骼叠层石 (包括核形石) 属归于多孔层藻，这不仅混乱 (因为这样就要把诸如 *Ottonosia* 等与 *Girvanella Nicholson et Etheridge* 属并列在一道)，而且也是矛盾的。Johnson (1963, 30 页) 把宾夕法尼亚系的各种叠层石，包括 *Cryptozoon Hall*, *Pycnostroma Gürich* 和 *Spongostroma Gürich* 制成表，他虽然注意到它们内部有细管存在，但仍把它们留在海绵状层中。

骨骼和非骨骼叠层石的术语既可辨认外部形态和内部构造之间的区别，而且还强调了它们的相互关系，从而促进了对叠层石内部生物钙化意义的估价。“骨骼”术语可用作叠

*原题 “Skeletal Stromatolites”，作者 R. Riding。

层石的属 (*Collenia*, *Cryptozoon*) 或叠层石几何形态 (SH, LLH) 描述的前缀。

3. 叠层石和石灰华

蓝藻由于丝状体和微球粒(两者均能构成骨骼叠层石)钙化、非骨骼叠层石及石灰华沉积铸模和结壳而被记录在碳酸盐岩中。它包括 CaCO_3 沉淀和捕获松散沉积物两个过程。这两者在各自的情况下可能都起作用。然而, 一种过程超过另一种过程也是可能的。这样, 非骨骼叠层石的形成实质上是基于捕获沉积物, 而石灰华的形成则受 CaCO_3 沉淀控制。骨骼叠层石受 CaCO_3 沉淀所保存的丝状体和微球粒控制, 但它们也常常包含由于捕获细粒碳酸盐沉积物而形成的格状泥晶灰岩组构特征。因而, 可以认为骨骼叠层石是介于非骨骼叠层石和石灰华之间的过渡类型。但是, 这是一个过分简单化的理解。骨骼叠层石中的丝状体是一些分散的、壁较薄的管。它们通常既不因为 CaCO_3 存在而结成厚壳, 也不在大量 CaCO_3 沉淀物里形成铸模。这些管形化石形态上的稳定性支持了生物学控制超过钙化作用的观点 (Riding 认为)。此外, 骨骼叠层石没有 CaCO_3 单纯物理化学沉淀的块状结晶的钟乳石组构特征。石灰华(海相和非海相)主要是 CaCO_3 的物理化学沉淀, 而骨骼叠层石主要是受生物学的控制, 因此, 识别出它们这种关系还是很必要的(插图 1)。

4. 骨骼叠层石的种类

钙藻也能产生纹层状的沉积物, 例如由红色壳状的珊瑚藻所形成的镁铁榴石结核。但通常不把它们看作是一种典型的核形石。同样, 有孔虫也能产生在形态上相似于叠层石的分层群体 (Wendt, 1969), 但是, 也经常不认为这些群体是真正的叠层石。骨骼叠层石与这些东西的区别在于它们是由钙化的生物形成的, 而这些生物并非不可避免地都要钙化, 当不钙化时, 它们仍有建造叠层石的能力。这个特征说明了骨骼叠层石和非骨骼叠层石之间的本质区别, 也强调了能够解释所含钙化机制的价值。不过, 总是产生骨骼的生物在一些骨骼叠层石内确实出现, 如 Johnson (1946) 报道的在 *Osagia* 中与 *Girvanella* 有关的有孔虫。鉴于钙化作用造成的坚韧性可能有利于栖居和依附, 因此, 骨骼叠层石适合作为长壳生物的基底。尽管长壳生物在增多, 但地质文献表明, 骨骼叠层石实质上是由多孔藻化石形成的。就这一点而言, 同样可以有理由认为骨骼叠层石是多孔层



插图 1 非骨骼叠层石 (NSS)、石灰华 (T) 和骨骼叠层石 (SS) 形成与各类碳酸盐沉积作用的关系

藻叠层石。尽管对多孔层藻各属的亲缘关系比较了解,可是多孔层藻的分类地位尚需要进一步检验。因而,目前采用骨骼叠层石这一术语可能更好。

许多多孔层藻化石的形态和外貌表明,钙化作用发生在生物活着的时期,但一种与众不同的骨骼叠层石群是由钙质微球粒形成的,这些微球粒可能是死亡期间或死亡后钙化的球形蓝藻 (Krumbein 和 Cohen, 1974)。因而,有可能骨骼叠层石是由生活时期或死后钙化的生物建造而成的。

骨骼叠层石的内部构造主要受组成生物的生长形态和方式、与之有关的钙化作用和捕获沉积物数量的控制。钙化球粒蓝藻产生一种凝块石至球粒微结构,而多孔层藻的一些属产生管形微结构。多孔层藻形态的方向性,无论平卧或直立的,均对微构造产生一种比较重要的影响。*Ortonella* Garwood 和 *Garwoodia* Wood 可以形成被大片亮晶灰岩区分的直立束,所以由它们产生的骨骼叠层石通常具有一种稀疏而粗糙的格状微构造,不过在骨骼核形石中它们却能形成一些稠密的生长体。这两种藻对英国下石炭统骨骼叠层石和核形石的形成起重要作用 (Garwood, 1931)。*Cayeuxia* Frollo 的直立生长体在苏格兰中侏罗统形成类似的骨骼叠层石 (Hudson, 1970)。相反,*Sphaerocodium* Rothpletz emend. Wray 平卧的丝状体在西澳大利亚 (Wray, 1967) 和加拿大西部 (Wray 和 Playford, 1970) 上泥盆统却形成紧密的分层状生长物(它们形成了大量骨骼叠层石)。正常平卧但又经常缠结的 *Girvanella* 丝状体对形成骨骼核形石起重要作用 (Johnson, 1961, Pl. 86),但在骨骼叠层石中出现不多。

在所熟知的多孔层藻一些属中,象代表丝状蓝藻钙化鞘的 *Girvanella* 和 *Ortonella*,其钙化作用在受综合环境控制的同时,在一定程度上也受生物学因素的控制 (Ridings, 1915)。与此有关的以下记录是重要的,即骨骼叠石最常出现在边缘海的位置,这里蒸发作用和(或)低盐浓度效应,都能促进营造叠层石的微生物的钙化作用。

[曹瑞骥 译]

参考文献

- Garwood, E.J.: The Tuediah Beds of northern Cumberland and Roxburghshire east of the Liddel Water. Quart. J. Geol. Soc. London **87**, 97–159 (1931).
- Hudson, J.D.: Algal limestones with pseudomorphs after gypsum from the Middle Jurassic of Scotland. *Lethaia* **3**, 11–40 (1970).
- Johnson, J.H.: Lime-secreting algae from the Pennsylvanian and Permian of Kansas. Geol. Soc. Am. Bull. **57**, 1087–1120 (1946).
- Johnson, J.H.: Limestone-building algae and algal limestones. Boulder: Colorado School Mines 1961.
- Johnson, J.H.: Pennsylvanian and Permian algae. Colorado School Mines Quart. **58**, 3, 1–211 (1963).
- Krumbein, W.E., Cohen, Y.C.: Biogene, klastische und evaporitische Sedimentation in einem mesothermen monomiktischen ufernahen See (Golf von Aqaba). Geol. Rundschau **63**, 1035–1065 (1974).
- Pia, J.: Thallophyta. In: Handbuch der Paläobotanik. Hirmer, M. (ed.). Pt 1. Munich: Oldenbourg 1927, pp. 31–136.
- Riding, R.: *Girvanella* and other algae as depth indicators. *Lethaia* **8**, 173–179 (1975).
- Riding, R.: Calcified *Plectonema* (blue-green algae), a Recent example of *Girvanella* from Aldabra atoll. Palaeontology (in press).
- Wendt, J.: Foraminiferen-, „Riffe“ im karnischen Hallstätter Kalk des Feuerkogels (Steiermark, Österreich). Paläontol. Z. **43**, 177–193 (1969).
- Wray, J.L.: Upper Devonian calcareous algae from the Canning Basin, Western Australia. Colorado School Mines Prof. Contr. **3**, 76 pp. (1967).
- Wray, J.L., Playford, P.E.: Some occurrences of Devonian reef-building algae in Alberta. Bull. Canadian Petrol. Geol. **18**, 544–555 (1970).

有孔虫藻核形石的环境意义*

[波] T. M. 佩里特

1. 引言

人们把藻核形石看作是浅水环境的标志物，同时把核形石个体的大小看作是湍流强弱的标志，即设想个体越大湍流就越强烈。通常认为有孔虫藻核形石也有相似的环境意义。有孔虫藻核形石的实例是 *Osagia*, Johnson (1946, 1103 页) 认为这种 *Osagia* 是由蓝藻(多孔层)和壳层有孔虫互生成的。人们常常把 *Osagia* 作为环境的标志化石，设想它的环境是清澈的、浅的(0—10 英尺)、温暖而轻轻搅动的水环境。无疑，这是一种太一般化的解释。两个另外的有孔虫藻核形石的实例——策希斯坦 (Zechstein) 灰岩(上二叠统)的“脆弱的”核形石和阿尔卑斯三叠纪球松藻 *Sphaerocodium*——也证明了这一点。

2. “脆弱的”核形石

在德国 (Füchtbauer, 1968)、北海 (Taylor 和 Colter, 1975) 和波兰 (Peryt 和 Peryt, 1975) 的盆地相策希斯坦灰岩中，存在一类很特殊的藻核形石(豆石)。它的特征是具有很纤细的波浪形纹理和大量藻类包被，围绕在通常为隐晶质颗粒的核心上(插图 1A, B)。Füchtbauer (1968) 估计这些纤细的被他称之为“脆弱的”核形石的生长深度不浅于 30 米。这一推测为 Peryt 和 Peryt (1975) 所接受，而 Taylor 和 Colter (1975) 推测，如果核形石是原地的，而深度约为 100—150 米。有孔虫藻核形石是与“脆弱的”核形石共生，所以它们起源的深度必定是相近的。有孔虫藻核形石埋在泥晶的基质中，也经常埋在具少量骨骼物质——主要是有孔虫 (*Nodosaria-Agathammina* 低能量组合)，少数为介形类和海百合的粉砂质和砂质基质中(插图 1A, B)。固着管状有孔虫的介壳与藻纹理平行分布，虽然在多数情况下它们掩盖了腐烂的藻构造(见 Peryt 和 Peryt, 1975, 图版 I, 图 1a,b)。在策希斯坦灰岩剖面邻近地区经常观察到后一种情况。必须强调指出，有孔虫藻核形石也偶然在近岸带发现，但它们的内部结构和共生的沉积物是十分不同的，显然是浅水中生成的。

3. 球松藻 *Sphaerocodium*

1890 年，Rothpletz 根据东阿尔卑斯上三叠统赖布尔 (Raibl) 层中的 *Sphaerocodium bornemanni* 种创建了 *Sphaerocodium* 属。Wood (1948) 重新研究了果特兰志留纪另外两块 *Sphaerocodium* 标本，认识到钙藻 *Rothpletzella* 与壳层有孔虫

* 原题 “Environmental Significance of Foraminiferal-Algal Oncolites”，作者 T. M. Peryt。

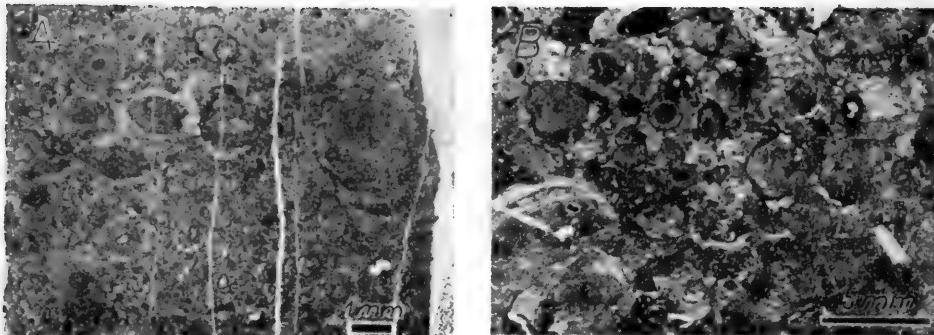


插图 1 波兰策希斯坦灰岩中的“脆弱的”核形石与在外部藻类纹层(暗色曲折的线)上的固着的管形有孔虫。(A) 标本采自班伊 1 号钻孔,深 3893.0 米; (B) 标本采自格但斯克 IG 1 号钻孔,深 1640.7 米。

Wetheredella 的共生关系。Rothpletz (1891, 299 页), 在对 *Sphaerocodium bornemanni* 的描述中, 就已记载了同心层中生长的藻与有孔虫介壳之间的交互生长。Wood (1948), Wray (1967), Flügel 和 Wolf (1969) 描述了以分叉管形丝状体为特征的 *Sphaerocodium* 的几个种。另一方面, 报道了产在德国和奥地利的阿尔卑斯和克罗地亚的许多上三叠统最初的 *Sphaerocodium bornemanni* Rothpletz, 其主要构造特征为具同心层的似球形态。它们被鉴定为 *Sphaerocodium* 属, 几乎经常定为 *Sphaerocodium bornemanni* 种, 并将它们看作是核形石 (Kraus, 1969, 106 页; Babic, 1970, 15 页)。许多作者描述了具 *Sphaerocodium* 的灰岩(即 Schuler, 1968; Jerz, 1966)。

我研究了 *Sphaerocodium bornemanni* 的典型产地之一——奥地利蒂罗尔的济尔勒克拉姆 (Zirler Klamm) 的标本。产有 *Sphaerocodium* 的灰岩呈薄的夹层, 发育于泥灰岩之中(见 Jerz, 1966, 图 2—4)。标本在岩类学上是豆粒亮晶砾屑灰岩 (Pisosparrudites)。具有大量固着管形有孔虫介壳的多层藻核形石, 产在含有大量的沥青物质以及棘皮动物、海百合、有孔虫、伞藻和贝壳等碎屑的砂质基质中。

迄今都将 *Sphaerocodium* 报道为浅水指示化石, 而周围的化石种类却被认为是湍流水的记录。可是, 奇怪的是这些藻球在北面赖布尔相的较浅水的部分却没有出现。这一点被 Jery (1966, 78 页)解释为由于那里的盐度较高所致。不过考虑到蓝藻对生态环境的限制有抵御力, 所以上述解释似乎不令人信服。Schuler (1968, 34—35 页)还注意到 *Sphaerocodium* 与凝结层有联系; 在 Angermeier 等 (1963) 的图 2 中表示了沉积作用的破坏, 还有凝聚作用对格林动物化石 (Grenzoolith) 的破坏。在任何情况下, 在它们中间都没有有力的浅水起源证据。相反, 含有 *Sphaerocodium* 的灰岩的两类微相, 以及剖面的岩性特征, 却表明是一种较深水的沉积环境。

4. 结论和评论

策希斯坦灰岩的柔弱、纤细、“脆弱的”核形石和三叠纪的 *Sphaerocodium* 具有以下共同特征: (1) 都产于粉砂质和泥灰质岩类中; (2) 形成不厚的层; (3) 相关的沉积物和生物群证明是一种低能的沉积环境; (4) 在那里存在沉积作用、甚至凝结作用速度都很慢的间接或直接的证据。这些特征似乎可以作为其它地层中的非浅水有孔虫藻核形石(也

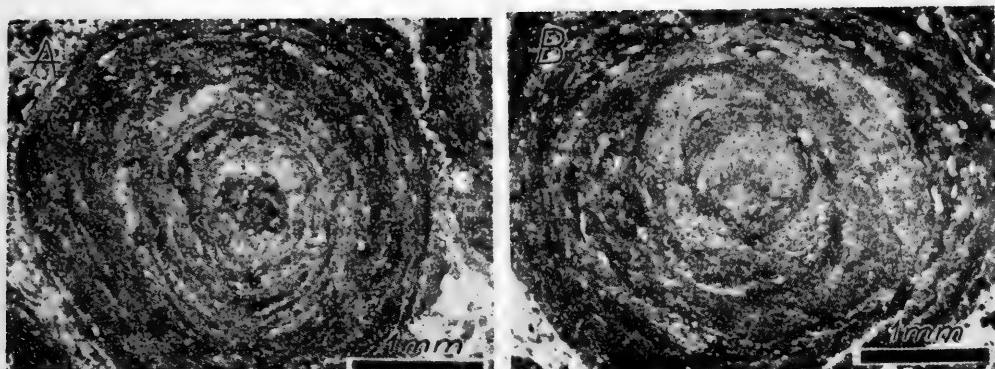


插图2 菲罗尔的济尔勒克拉姆的赖布尔层中的“*Sphaerocodium*”。注意在核形石内部(A)及外部(B)有大量的固着管形有孔虫。

可以是藻核形石)的辅助标志。

上述两种情况的有孔虫藻核形石都出现在非浅水起源的岩石中,但不能排除它们是外来的。核形石可以从邻近的浅滩获得。最近, Buchanan 等(1976)在巴哈马贝里岛现代碳酸盐沉积中发现了相似于晚古生代有孔虫藻核形石(例如 *Osagia*)的藻有孔虫联合体(*Consortia*)。他们推断,鲕状岩浅滩上充满草的水道是藻结核最有利的生境。尽管局部的一些结核可受猛烈风浪的搬运,但结核分布不广。在策希斯坦灰岩和赖布尔层中,有孔虫藻核形石是很常见的,看来大多是原地的。为了弄清有孔虫藻(和,或藻)核形石的各种不同产状,进行详细的相分析似乎是必要的。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Angermeier, H.-O., Pöschl, A., Schneider, H.-J.:** Die Gliederung der Raibler Schichten und die Ausbildung ihrer Liegengrenze in der „Tirolischen Einheit“ der östlichen Chiemgauer Alpen. *Mitt. Bayer. Staatssamml.* 3, 83–105 (1963).
- Babić, L.:** Sphaerocodium or onkoids from the Upper Triassic dolomite of western Yugoslavia? *Geol. vj.* 23, 11–20 (1970).
- Buchanan, H., Streeter, S.S., Gebelein, C.D.:** Recent algal-foraminiferal consortia from the Berry Islands, Bahamas. *J. Sediment. Petrol.*, in press (1976).
- Flügel, E., Wolf, K.H.:** „Sphaerocodium“ (Algen) aus dem Devon von Deutschland, Marokko und Australien. *N. Jb. Geol. Paläontol. Mh.* 1969, 88–103 (1969).
- Füchtbauer, H.:** Carbonate sedimentation and subsidence in the Zechstein basin (northern Germany). In: *Recent Developments in Carbonate Sedimentology in Central Europe*. Müller, G., Friedman, G.M. (eds.). Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1968, pp. 195–204.
- Jerz, H.:** Untersuchungen über Stoffbestand, Bildungsbedingungen und Paläogeographie der Raibler Schichten zwischen Lech und Inn (Nördliche Kalkalpen). *Geol. Bavaria* 56, 3–102 (1966).
- Johnson, J.H.:** Lime-secreting algae from the Pennsylvanian and Permian of Kansas. *Geol. Soc. Am. Bull.* 57, 1087–1120 (1946).
- Kraus, O.:** Die Raibler Schichten des Drauzuges Südliche Kalkalpen. Lithofaziale, sedimentpetrographische und paläogeographische Untersuchungen. *Jb. Geol. B.A.* 112, 81–152 (1969).
- Peryt, T.M., Peryt, D.:** Association of sessile tubular foraminifera and schizophytic algae. *Geol. Mag.* 112, 612–614 (1975).
- Rothpletz, A.:** Über *Sphaerocodium Bornemanni*, eine neue fossile Kalkalge aus den Raibler Schichten der Ostalpen. *Bot. Zbl.* 52, 9 (1890).
- Rothpletz, A.:** Fossile Kalkalgen aus den Familien der Codiaceen und der Corallineen. *Z. deut. Geol. Ges.* 43, 295–322 (1891).
- Schuler, G.:** Lithofaziale, sedimentologische und paläogeographische Untersuchungen in den Raibler Schichten zwischen Inn und Salzach (Nördliche Kalkalpen). *Erlanger Geol. Abh.* 71 (1968).
- Taylor, J.C.M., Colter, V.S.:** Zechstein of the English sector of the southern North Sea basin. In: *Petroleum and the Continental Shelf of North-West Europe*, Vol. I *Geology*. Woodland, A.W. (ed.). London: Applied Science Publishers 1975, pp. 249–263.
- Wood, A.:** “*Sphaerocodium*”, a misinterpreted fossil from the Wenlock Limestone. *Proc. Geol. Assoc.* 59, 9–22 (1948).
- Wray, J.L.:** Upper Devonian calcareous algae from the Canning Basin, Western Australia. *Prof. Contr. Colorado School Mines* 3 (1967).

南非(阿扎尼亚)德兰士瓦省东北部前寒武纪德兰士瓦白云岩中的叠层石*

[西德] R. 福斯特 H. 瓦亨多夫

1. 引言

人们对南非(阿扎尼亚)前寒武纪叠层石已经进行了大量描述工作。1935年, Young 将德兰士瓦白云岩中的叠层石与 Black (1933) 在巴哈马群岛发现的现代藻类的结构进行了对比。Truswell 和 Eriksson (1972, 1973, 1974)、Button (1971, 1973) 对这些前寒武纪叠层石提出了很有价值的分类意见, 并把它们视作典型的潮坪生物群丛。

2. 地理环境和地质背景

这些叠层石是在一次参观德兰士瓦省东部德拉肯斯堡陡崖时发现的。在皮尔格里姆斯·雷斯特 (Pilgrims Rest)、奥里格镇 (Ohrigstad) 和布莱德河谷之间的地区, 有非常好的德兰士瓦白云岩和叠层石构造露头。

德兰士瓦系不整合覆盖于卡普瓦尔克拉通 (Kaapvaal Craton) 基底之上, 是在元古代克拉通内盆地沉积的一种陆表的、平卧的沉积层序。据 Button (1973) 报道, 阿尔恰伊克花岗岩 (Archaic granite) 被沃尔克伯格群 (Wolkberg Group) 所覆盖, 后者是一套间夹火山岩的碎屑沉积层序, 厚达 750 米。该群向上过渡到黑礁石英岩 (Black Reef Quartzite), 最厚处 15 米。再向上渐次变成德兰士瓦白云岩。这是一套以碳酸盐岩为主的地层, 厚达 2,000 米, 分布范围为 100,000 平方公里以上, 是世界上最古老、最广阔的早元古代陆架碳酸盐沉积之一(插图 1)。对紧靠德兰士瓦白云岩之上的熔岩进行了同位素年龄测定, 所得铷锶全岩年龄为 $2,224 \pm 21$ 百万年 (Crampton, 见 Eriksson 和 Truswell, 1974), 代表该白云岩的最晚时代。最上部——比勒陀利亚群 (Pretoria Group) 由泥质层、硅质碎屑层及火山岩夹层组成, 厚约 7,000 米。

3. 岩性描述

德兰士瓦白云岩底部, 夹有数层石英岩, 其中有些呈深红色。重结晶的颗粒显示一种固有的赤铁矿的带状排列, 这种赤铁矿是原生赤铁矿壳的残余, 并经证明它是一种前寒武纪氧化的风化物。黑色页岩限于德兰士瓦白云岩层序的下部, 有时呈结核状并含有黄铁矿层, 厚达几米。德兰士瓦白云岩, 大部分由淡灰到浅蓝色、具明显条带状和纤细纹层状的白云岩或钙质白云岩层序组成, 在其上部含有次一级的燧石条带和透镜体。根据颜色上

* 原题 “Stromatolites from the Precambrian Transvaal Dolomite of NE-Transvaal, South Africa”, 作者 R. Förster 和 H. Wachendorf.

的差别及风化面上的细微起伏,很好地证明了这些组成上的变化。正如代表性的样品 1b 所表明的,除了硅化较深的样品外,碳酸盐的总含量都在 90% 以上(表 1)。通过显微镜下研究,揭示了由于不规则充填的透镜体或层而形成的白云质尼晶灰岩与插入的白云质亮晶灰岩的细纹层状镶嵌结构。由于重结晶作用,经常使一些原来生物沉积互层变得模糊不清。局部地方,碳酸盐被微晶氧化硅交代成燧石,形成一些厚达 25 厘米的条带和结核,通常与穹形构造相伴随。有机质的残余物,大体上都集中于暗色层或成为一种粉末状的色素在碳酸盐的和硅质的基质里。同样,鲕状白云岩条带经常与穹形叠层石相伴随。这些鲕状白云岩条带厚可达 30 厘米,并有时呈一种逆粒序。甚至叠层石柱间的地方也可以是鲕状的白云岩。

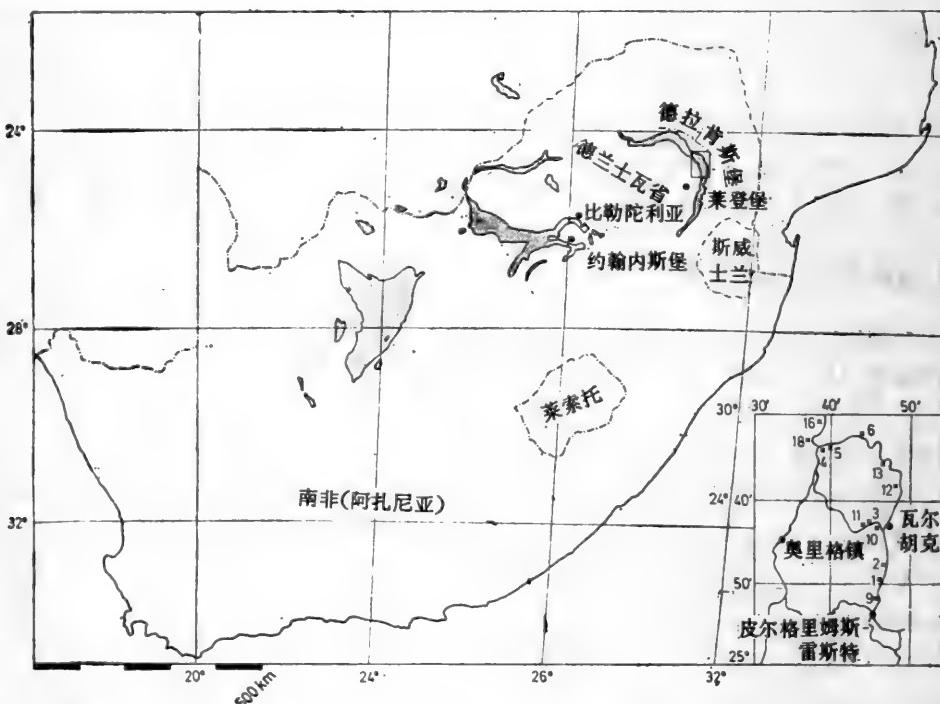


插图 1 德兰士瓦白云岩露头。索引图表示研究地区与文内提到的叠层石产地位置。

4. 德拉肯斯堡地区的叠层石描述

在该地区的叠层石构造中,以板状的薄层岩席为主,它们是由以毫米计的单个纹层联合而成的,经常出现一种由波痕残余或印痕组成的有棱角的波状起伏。主要生长形态为穹形结构,直径从几厘米到几米;球形和以粘液鞘包裹的或柱状结构较少见。这里与好望角省同时代岩系的情况相反,一直没有发现分叉的柱状类型,只是偶尔存在叠层石的假分叉,这种分叉是由侧方连接的构造上增长出来的。Truswell 和 Eriksson (1972) 对上述同时代的叠层石进行了分类和详细描述。现将采自德拉肯斯堡地区的一些标本示于图版 I 和 II 中。

所研究的地层层序分上、中、下三部分: 下部, 是颜色最深的厚层白云岩, 具有页岩和石英岩夹层; 中部, 由厚层的巨大板状生物岩礁组成, 含有很小的穹形叠层石; 上部, 以穹

表 1 叠层石岩石的化学成分

(Ca 和 Mg 是用络合法测定的, 总 Fe 量是用原子吸收光谱测定法测定的; 非碳酸盐的碳是由燃烧法测定的)

样品	Ca%	CaCO ₃ %	Mg%	MgCO ₃ %	Fe%	非碳酸盐的碳%	备注 (X 射线衍射)
1b	18.07	45.04	10.45	36.26	0.95	0.7	白云岩
2	22.04	55.05	12.40	43.0	0.48	未测	白云岩
6a	20.04	50.04	10.45	36.26	2.67	0.04	鲕状白云岩
12	17.64	44.04	9.48	32.88	1.36	0.10	钙质白云岩
13a	13.23	33.03	4.86	16.86	0.90	未测	含燧石的 钙质白云岩
13b	12.42	31.03	6.56	22.77	1.20	0.05	含燧石的 钙质白云岩

形叠层石数量上的增加和体积上的增大为特征。燧石化的比率自下而上增加, 上部包含的所谓“巨燧石”最多。

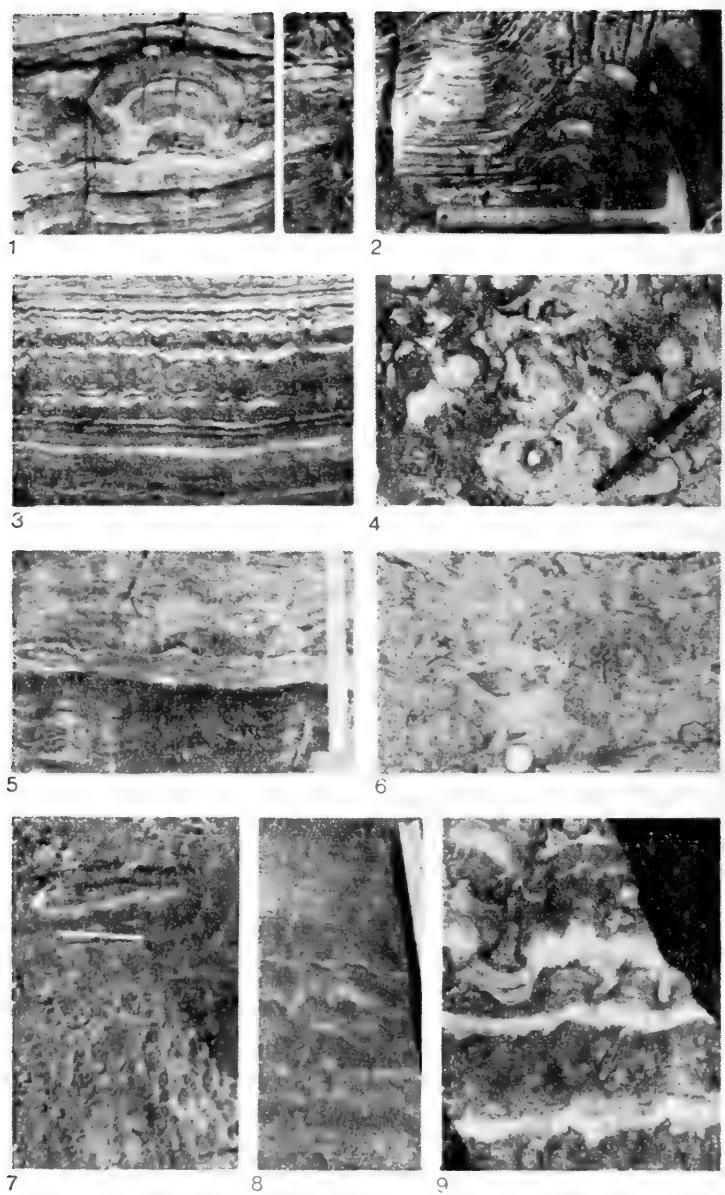
给人印象最深的大型穹形构造的标本, 出露于瓦尔胡克之西 6.8 公里至奥里格镇公路之南 150 米的地方(插图 1, 产地 11)。在整个几十米的范围内, 分布有拉长的互相分开的侧面连接半球体(LLH-S)。单个对称构造, 高为 0.3 至 2 米以上, 纹层起伏在 0.7 至 1.5 米之间, 轴的短径 2 至 4 米, 轴的长径在此露头上无法测量, 但至少可达 10 米以上。各个岩丘的间隔为直径的 0.5 到 2 倍不等, 这种岩丘残留下的地方较高。它们小的内部构造与大多数小的穹形构造不同, 前者为板状纹层, 后者为波状纹层或复杂的花椰菜状构造。

岩性为暗灰色白云岩与厚达 25 厘米的浅色燧石条带互层。这些燧石条带是连续的, 穿过毗邻的穹丘。燧石质条带在大型穹丘中部逐渐消失, 而过渡到微晶质的氧化硅层。沿中部纹层可以看到垂向的类底劈式破裂, 向上延至外部的连续的燧石条带。

5. 讨论

这些给人以深刻印象的特征, 提出了关于这些大型穹丘形成的问题。根据粘结沉积物的现生藻类构造, 通常推测叠层石总的特点不取决于特定的藻类类群, 而受环境的控制。据 Logan 等 (1964) 的意见, 这些藻类纹层形成于内潮间带到潮上带环境, 而较大的穹丘则在出露陆岬的外潮间带发育。这里缺少指示陆上露头的特征, 所以我们认为是一种浅水的环境。据报道红色石英岩的存在, 可以提供当时至少是局部已存在氧化条件的证据。藻席中和藻席下的生物活动, 结果产生许多气体。这种气体在藻席下聚集, 可能是导致大型穹丘构造有效“生长”的最重要的因素。有人认为底部软泥与开放水体之间的气体交换受到限制的观点, 看来是有道理的。局部地方, 由于气体向上推压而穿不过藻毯层, 因此这些还原条件导致了被封闭的气泡 (CH_4 , H_2S , H_2) 大量聚集(见 Kolbe in Remane 和 Schlieper, 1971)。在这种尚未石化和一直生长的藻席之下, 由于气体压力而引起中部破坏和扭曲。

在所有的标本中, 原来的生物沉积互层因受到白云岩交代和第二次重结晶作用而其变得模糊不清。在碳酸盐重结晶之前, 早期成岩阶段燧石的交代作用是经常的, 但硅质富集的机制尚有问题。碳酸盐沉淀可能引起一种以孔隙溶解氧化硅的方式使其富集。Siever (1962) 认为是由于吸附氧化硅的有机质的影响, 这种被吸附的氧化硅反过来能作为核, 有助于进一步富集。在所研究的叠层石中, 燧石化作用似乎总是开始于有机含量高的



图版I

图 版 I

图 1. 包埋于平板状叠层石层序中的，具有两个陡翼的对称型小穹形构造；数层具有角状构造的地层（标尺长 75 厘米）。产地：皮尔格里姆斯·雷斯特之北 4.5 英里（见插图 1 中产地位置 1）。

图 2. 较小的穹形构造。风化面显示一种呈细条带的纹层状构造起伏。在中部，单层脊区的碳酸盐岩已部分由微晶氧化硅所交代。产地：见插图 1 中产地位置 12。

图 3. 平纹层板状岩席，具有较小的角状褶曲构造。在该层序中部，角状褶曲构造直径为 2—3 厘米，起伏高度为 1—1.5 厘米（整个剖面高度为 30 厘米）。产地：见插图 1 中产地位置 1。

图 4. 彼此紧靠的穹形叠层石。在完全硅化的层面上，一些紧密排列的小穹形构造的平面观。产地：布莱德河谷（见插图 1 中产地位置 13）。

图 5. 平纹层板状岩席，具有不同角状褶曲构造的三个旋回，这可能是波痕叠加的遗迹。二与三旋回之间的层（上部第三旋回的底部），呈波皱。产地：见插图 1 中产地位置 1。

图 6. 形状不规则的球状构造。在平的、薄纹层板状岩席层序中，球形粒核构造发育。典型的粒核是在水扰动适中的潮间带环境的较深部位形成的，它被似花椰菜状的穹形构造所包裹，最后由平纹层板状岩席所覆盖。线状的暗色薄层是由燧石组成的。产地：见插图 1 中产地位置 13。

图 7. 埋在白云质泥岩下较小的长半球状叠层石。白云质泥岩具有扰动波痕（标尺长 40 厘米）。产地：瓦尔胡克之南 5 公里，位于通往奥里格镇的公路上（见插图 1 中产地位置 2）。

图 8. 不连接的较小的“柱状”构造。在板状岩席层序里，这些较小的构造发育。波状藻席形成的构造隆起，多半是很凸到扁长的形状，偶尔呈“柱状”。单个旋回的上部，尤其是扁长形构造的脊部通常波皱。这种不连续的各种形状的生长形态，是由一些非常窄的沟道分开，并被粗的岩屑所充填。沟道深达 4 厘米，旋回厚达 7 厘米，所照的剖面高为 29 厘米。产地：阿贝尔·埃拉斯姆斯山口（Abel Erasmus Pass）之南 2.2 英里。

图 9. 图 8 旋回的部分放大。以波状藻席（从很凸到扁长的生长形态）开始的旋回形成隆起，脊区局部波皱。狭窄而分离的沟道，在垂向剖面上同钻孔类似，而在水平剖面上则呈形状不规则的沟道。岩性为暗色重结晶白云岩。在泥晶白云岩旋回的基部，含有不透明的有机质夹层（在照片上为亮带）；向上，顶部亮晶白云岩格外多，特别是在沟道（暗色层）的周围。柱间充填物含有粗的碎屑，通常有分选。原大的 0.45 倍；根据撕片直接印刷（与实物相反）。



图 版 II

位于瓦尔胡克之西 6.8 公里，在通往奥里格镇公路之南 150 米处的大型穹形构造。见插图 1 中产地位置 11。

图 1. 在平纹层板状叠层石层序里，侧向连接的长半球状叠层石水平夹层。一些层是连续的，穿过相邻的穹丘。

图 2. 穹丘的高从 1.3 米到 2 米以上，轴的短径长 2—4 米，各个岩丘的间隔为 0.5 到 2 倍直径以上。

图 3. 暗色的白云岩层与厚达 25 厘米的淡色块状燧石条带互层。在穹丘的中部，燧石条带消失，仅由线状的微晶质氧化硅层相连接，或有氧化硅含量较高的板状岩席碎屑。沿这种纹层可以看到垂向的类底劈式的破裂，向上延至外部连续的燧石条带。标尺长为 2 米。

纹层中。在有机物分解过程中, CO_2 与 CaCO_3 的比率平衡可能发生改变, 从而有利于碳酸盐溶解和燧石交代作用。

燧石化作用的比率, 随着沉积相不同而变化。正象已经表明的那样, 德兰士瓦白云岩的燧石化作用的比率是自下而上增加的, 上部含有大量的“巨燧石”。一般说, 在穹形叠层石中燧石化的比率最大。然而, 与常见的小穹丘里发现的情况相反, 巨大穹丘的中部却没有燧石; 这种交代作用主要是改变层。燧石化过程, 似乎依赖于原始碳质的或生物沉积相, 特别是渗透性大小。在一般情况下, 燧石化作用是顺着层理进行的。大型穹丘, 当进入扭曲的中部时厚的燧石质条带突然不见。但是, 象线一样的薄层延续到垂向的破裂区, 这些破裂大多由燧石所充填。板状岩席碎屑通常含氧化硅较高或完全由氧化硅所交代, 在穹丘扭曲的中部形成角砾岩, 指示一种早期的燧石化作用。

[石永泰 译]

参 考 文 献

- Button, A.: Early proterozoic algal stromatolites of the Pretoria Group, Transvaal Sequence. *Trans. Geol. Soc. S. Africa* **74**, 201–210 (1971).
- Button, A.: The depositional history of the Wolkberg proto-basin, Transvaal. *Trans. Geol. Soc. S. Africa* **76**, 15–25 (1973).
- Eriksson, K.A., Truswell, J.F.: Tidal flat associations from a Lower Proterozoic carbonaceous sequence in South Africa. *Sedimentology* **21**, 293–309 (1974).
- Logan, B.W., Rezak, R., Ginsburg, R.N.: Classification and environmental significance of algal stromatolites. *J. Geol.* **72**, 68–83 (1964).
- Reitner, A., Schlieper, C.: Biology of brackish water. In: *Die Binnengewässer* **25**. Stuttgart: Schweizerbart 1971.
- Siever, R.: Silica solubility, 0° – 200°C , and the diagenesis of siliceous sediments. *J. Geol.* **70**, 127–150 (1962).
- Truswell, J.F., Eriksson, K.A.: The morphology of stromatolites from the Transvaal Dolomite north-east of Johannesburg, South Africa. *Trans. Geol. Soc. S. Africa* **75**, 99–110 (1972).
- Truswell, J.F., Eriksson, K.A.: Stromatolitic associations and their palaeoenvironmental significance: a reappraisal of a Lower Proterozoic locality from the Northern Cape Province, South Africa. *Sediment. Geol.* **10**, 1–23 (1973).
- Young, R.B.: A comparison of certain stromatolitic rocks in the Dolomite series of South Africa with marine algal sediments in the Bahamas. *Trans. Geol. Soc. S. Africa* **37**, 153–162 (1935).

赞比亚上元古界藻叠层石的环境意义*

[赞] A. 冈内蒂兰卡

1. 引言

Malan (1964) 首次报道了赞比亚铜带省木富利腊的藻叠层石。叠层石产于加丹加层，这套地层隶属晚期寒武纪，厚 8000 米，不整合在遭受过剥蚀的基底之上。不整合面上的时间间断约 400—600 百万年 (Cahen, 1970)。

从木富利腊报道的叠层石仅限于下罗昂 (Roan) 群(插图 1)。目前在六个矿区开展了研究，通过坑道揭露并对整个加丹加层 4 万多米钻井岩芯作了调查。在铜带省没有发现前寒武纪最上部(孔德卢古群)的叠层石，卡富埃区报道了一个新产地(插图 1)。孔德卢古群与罗昂群不同，它变质浅，连叠层石的内部细微结构都保存得很好。白云质生物岩礁分布在铜矿带上，这在地质学上有其重要意义。它们与侧向相变所联系的矿床有直接关系。Cu-Co 成矿作用与叠层石相总是互不相容的。鉴于藻叠层石生长于潟湖、浅水海湾或潮坪，人们也能利用它们追踪加丹加海的古岸线。

2. 罗昂群叠层石

下罗昂群叠层石的首次出现是受地形控制的。由于古老的基底侵蚀谷接受第一次海侵，叠层石就在古海脊的顶端形成礁或生物岩礁的堆积。在铜矿带，叠层石和伴生的沉积物代表从浅水潮下带→潮间带→潮上带环境变化的整个系列，如谦比希-恩坎纳盆地所见(插图 1)。在恩坎纳，叠层石与大的泥质龟裂相伴生，显示细褶皱的纹理和“鸟眼”特征。它们生长在以陆源沉积为主的一种大潮间坪上。在科罗拉多河流三角洲的潮坪 (Thompson, 1968) 与下罗昂群叠层石产出情况相比有许多共同的特点。可是，在许多地方，藻叠层石好象可与文献记述的西澳大利亚沙克湾产出的叠层石相比较 (Clemmey, 私人通信, 1975)。

在北恩坎纳区，观察到以下序列(插图 2A):卵石砾岩→向上加厚的隐藻纹层→叠层石穹丘 (LLH 或 SH)→核形石 (SS) 或藻饼→隐藻纹层。据 Gebelein (1967, 图 19) 介绍的模式，这是一种能量减退环境的典型浅水潮下带序列。在大体上同样的地区，一个叠层石层与厚 2 米显示“雏晶结构”特征的硬石膏带伴生(插图 2B)。这种潮上带特征侧向延伸不广，主要出现在潮坪区上部的一小块孤立的地方。

在以碎屑岩为主的下罗昂群，藻类相仅出现在碳酸盐岩中。在远离古高地的地方侧向相变成更多硅质碎屑和泥质的岩石。在藻类相中，铜或黄铁矿的品位很低($\ll 0.5\%$)，在古斜坡和盆地边缘增加到 5% 强，而在古谷地又有所减少 (Mendelsohn, 1961; Binda

* 原题 “Environmental Significance of Upper Proterozoic Algae Stromatolites from Zambia”，作者 A. Gunatilaka.

和 Mulgrew, 1973)。

由于存在大量石英、长石和铁镁矿物, 叠层石的纹理可能是通过惯常的捕获-粘结作用产生的 (Gebelein, 1969; Gunatilaka, 1975)。在纹层构造中间, 大量碳酸盐沉淀的证据是不足的。

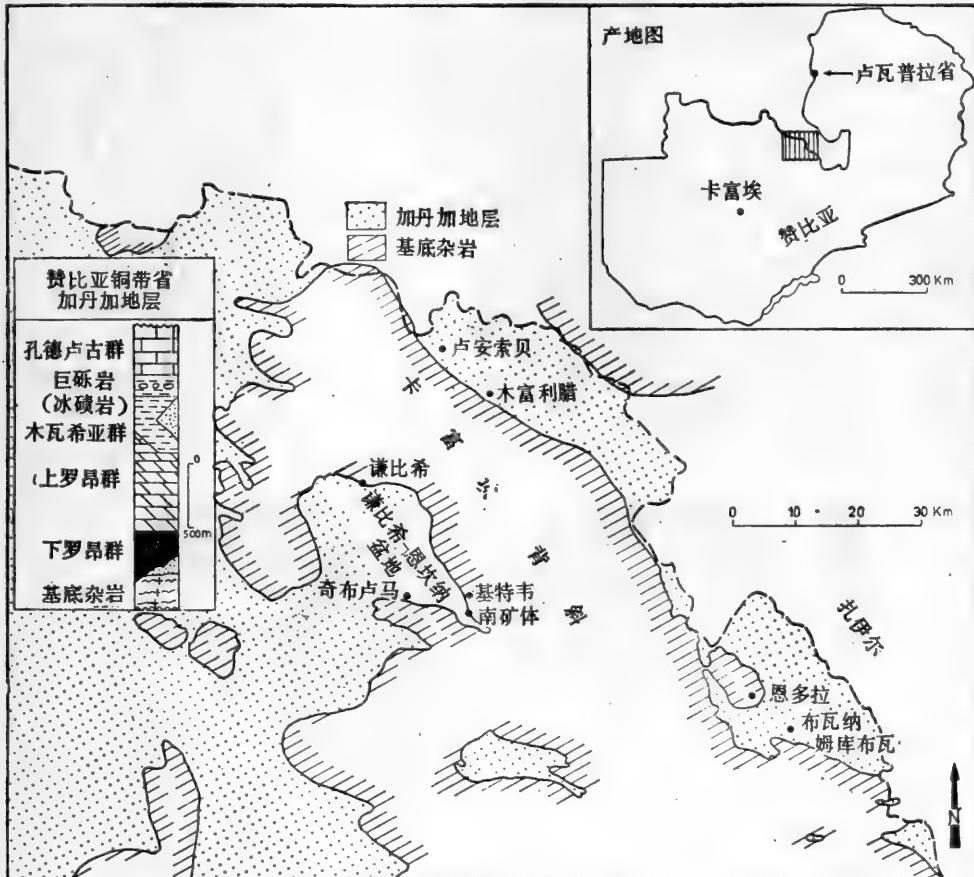


插图 1 赞比亚的叠层石产地

上罗昂群主要是白云岩, 叠层石显示出如同下罗昂群那样的环境系列。藻类构造是经常变化的, 在一些地区藻饼较多, 潮上带的特征也较普遍。纹层显示出较多的碳酸盐沉淀的证据, 而沉积物反而显示出早期的 Cu-Co 成矿作用, 这是一个对环境进行详细研究的不利因素。

3. 孔德卢古群叠层石

在卡富埃区(插图 1), Pipping 报道了 350 多米厚的碳酸盐地层(在付印中), 岩性包括厚的鲕状灰岩, 球粒状、叠层石、核形石、泥晶和内碎屑生物-碎屑灰岩。这些岩石可能代表一种类似于现代巴哈马型的碳酸盐沉积环境, 并且被认为是前寒武纪的。在孔德卢古群中, 厚的鲕状灰岩地层(代表大陆架边缘的碳酸盐环境)和缺少典型的潮上蒸发岩沉积, 有理由与巴哈马环境相比较。

叠层石多半是混合型, 出现在具有非常动荡环境证据的似礁构造中(插图 2D)。蓝藻



插图 2A—D A. 谦比希-恩坎纳盆地的潮下带叠层石序列的一部分。PC. 卵石砾岩; CA. 隐藻纹层; LLH. 侧向连接半球体; SH. 堆积半球体; ONC. 核形石; AB. 藻饼。B. 铜带省北恩坎纳区, 叠层石与显示“雏晶结构”的硬石膏层伴生。C. 木富利腊下罗昂白云岩中象锥叠层石 *Conophyton* 一样的叠层石表面。注意具棱角的纹层。D. 卡富埃区孔德卢古群潮间带叠层石, 它生长在一个核形石的表面。注意垂直裂隙和冲刷特征(黑墨勾绘的地方)。有机碎屑断片、大核形石和藻饼(AB)围绕叠层石分布。

群体生长在最初无遮盖的表面。由于能量高, 未形成连续的藻席面, 相反却形成一个混杂核形石的和(或)不连续的藻席面(小碎片的面), 在此基础上形成较高凸起的叠层石。这些面似乎具有稳固的底, 类似于报道的巴哈马现代潮下带凝胶状藻席的同样功能(Bathurst, 1967)。结核的形成很可能是特殊能量条件下形成群落的藻席在形态上和生态上的一种适应性变化。内碎屑经常形成核形石的核心, 它们的大小从几毫米至3厘米左右。

常见序列是核形石→堆积半球体 (SH) 型叠层石→侧面连接半球体 (LLH) 型构造，此序列好象是在坚硬地层起稳定作用的侵蚀面上形成的(插图 2D)。从一种形态到另一种形态的过渡是很突然的(一般不超过 10 厘米)。这种叠层石本身是一种因淹没和干涸交替而周期性干裂的近潮汐带或下潮间带起因的证据(垂直龟裂, 表面冲刷, 细褶皱纹理)。原地藻的构造通常较小(高度<10 厘米)，为圆形的和直立的。较早形成的叠层石直径大，反之则非常小，这是由于拥挤所致。叠层石内，碎屑断片(来源于内碎屑、核形石、藻饼、藻碎片等)的方向很不规则，这表明似礁构造形成在高动荡区。

4. 讨论和结论

人们认为赞比亚下罗昂沉积晚于 1300 百万年，早于 840 百万年，而孔德卢古群可能晚于 720 百万年 (Cahen, 1972)。因此，这些沉积在时代上隶属里菲纪是不言而喻的。在此期间，以碎屑岩为主的下罗昂环境由于某种原因变化为一个相似于“巴哈马型”的中孔德卢古时期的碳酸盐环境。

在铜带省矿区，正象在谦比希-恩坎纳盆地所见的与下罗昂群同一层位的藻叠层石代表从潮下带→潮间带→潮上带变化的环境，而并不表示一个开阔的萨布哈环境。相反，潮上带的萨布哈特征在各个沉积区都是很局限的。孔德卢古叠层石礁主要分布在强烈动荡环境的潮间带。

新近对苏联很厚的晚元古代碳酸盐沉积的调查，似乎支持这些叠层石具有一种形态上的演化，同时也受后期环境因素的影响而产生一定的变异 (Raaben, 1969)。在赞比亚下罗昂群，叠层石层厚度不超过几米。将其照片与已出版的资料比较之后，可以认为它们类似于 *Conophyton*, *Collenia*, *Inzeria*, *Jurusania* 和 *Baicalia* 等里菲纪叠层石 (Cloud 和 Semikhato, 1969)。

根据目前研究，这些资料是支持叠层石的分布受环境控制的意见。从赞比亚的情况看，叠层石与包含 Cu-Co 矿化作用的岩石相伴生，就暗示了环境的控制。藻礁生长在一种具有良好潮汐变化的完全氧化环境中。最流行的理论支持层状 Cu-Co 矿最初是局限在一种浅水低能还原的环境中(现以潮坪泥质板岩和(或)碳质石英岩为代表)。毫无例外，藻类相或是无矿，或是矿的品位很低。邻近礁体的矿石侵位支持这些沉积是原生的，而不是同生成岩的。

利用叠层石划分上元古界生物地层带在很大程度上取决于这种观点能否被人们所接受。另外，营造叠层石的群落在它们整个地质历史的生境中可能经受了重大的生态变化。苏联的分析技术在西方刚刚开始应用，现今的趋势似乎表明，两种学派将得出一种折衷的办法 (Hoffman, 1973)。如果行得通，就可望得出叠层石成因及其地质生物学意义的准确解释，同时也可以进行区域间对比的尝试。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Bathurst, R.G.C.: Sub-tidal gelatinous mat, sand stabilizer and food, Great Bahama Bank. *J. Geol.* **75**, 736–738 (1967).
- Binda, P.L., Mulgrew, J.R.: Stratigraphy of copper occurrences in the Zambian Copperbelt. Unpublished company report, Roan Consolidated Mines (1973).
- Cahen, L.: Etat actuel de la geochronologie du Katangien. *Annales Musée. Rech. Afr. Centr.* **65**, 7–14 (1970).
- Cloud, P.E., Semikhatov, M.A.: Proterozoic stromatolite zonation. *Am. J. Sci.* **267**, 1017–1061 (1969).
- Gebelein, C.D.: Distribution, morphology and accretion rate of Recent subtidal algal stromatolites, Bermuda. *J. Sediment. Petrol.* **39**, 49–69 (1969).
- Gunatilaka, H.A.: Some aspects of the biology and sedimentology of laminated algal mats from Mannar lagoon, N.-W. Ceylon. *Sediment. Geol.* **14** (1975), in press.
- Hoffman, H.J.: Stromatolites: Characteristics and Utility. *Earth Sci. Rev.* **9**, 339–373 (1973).
- Malan, S.P.: Stromatolites and other algal structures at Mufulira, Northern Rhodesia. *Econ. Geol.* **59**, 397–415 (1964).
- Mendelsohn, F.: Geology of the Northern Rhodesian Copperbelt. London: MacDonald 1961.
- Pipping, F.: Geology of the Mutapanda River area. Geological Survey of Zambia. Report **31** (in press).
- Raaben, M.E.: Columnar stromatolites and Late Precambrian stratigraphy. *Am. J. Sci.* **267**, 1–18 (1969).
- Thompson, W.: Tidal flat sedimentation, Colorado River Delta, north-western Gulf of California. *Geol. Soc. Am. Memoir* **107**, 133 p. (1968).

摩洛哥前阿特拉斯山脉前寒武系和寒武系分界层的叠层石和凝块石的初步研究*

〔西德〕 M. 施米特 W. 莫宁格尔

1. 地点

包括“阿杜杜尼恩 (*Adoudounien*)”和下寒武统“页岩-灰岩系 (*Série Schisto-Calcaire*)”的研究剖面出露于塔鲁丹特南 25 公里，邻近提厄特 (*Tiout*) 的前阿特拉斯山脉北坡。主要是由于 Choubert 关于前阿特拉斯山脉的研究工作 (Choubert, 1963)，对前寒武系和寒武系界线的地层学研究作出了许多贡献。

2. 剖面

“下灰岩 (*Calcaire inférieur*)”的最上部 200 米是由具少量白云质泥灰岩夹层的深灰色白云岩组成。

上覆 *Série lie devin* 厚约 1000 米，划分为三层：

- (1) 下层：以微红色的白云质泥灰岩为主，偶然出现灰岩和白云岩；
- (2) 中层：以灰岩和白云岩为主，具白云质泥灰岩夹层；
- (3) 上层：灰岩和白云岩的分布情况与中层相似，具由泥灰岩和部分页岩组成的夹层。

上灰岩 (*Calcaire Supérieur*) 总厚 300 米，主要由暗色和黑色灰岩组成；白云岩和泥灰岩很少，燧石层丰富。上覆下寒武统的“页岩-灰岩系”是泥灰质页岩与含三叶虫及古杯类的黑色灰岩互层。

据 Choubert 等 (1973) 意见，阿杜杜尼恩——尤其是 *Série lie de vin* 与非洲西部塔乌德尼 (*Taudenni*) 盆地的冰碛岩相类似的沉积，放射性年龄为 650—620 百万年。

3. 藻类构造

(1) 分布

在 *Série lie de vin* 的三个层中，都能观察到大量发育良好的叠层石和凝块石的生物岩礁。

下层，在白云岩和灰岩中出露藻类生物岩礁。除侧向连接半球体叠层石和分叉柱状叠层石外，还出现平板状的凝块石，即多少有点微拱起的生物岩礁平直地顺下伏层伸展。

* 原题 “*Stromatolites and Thrombolites in Precambrian/Cambrian Boundary Beds of the Anti-Atlas, Morocco-Preliminary Results*”，作者 M. Schmitt W. Monninger.

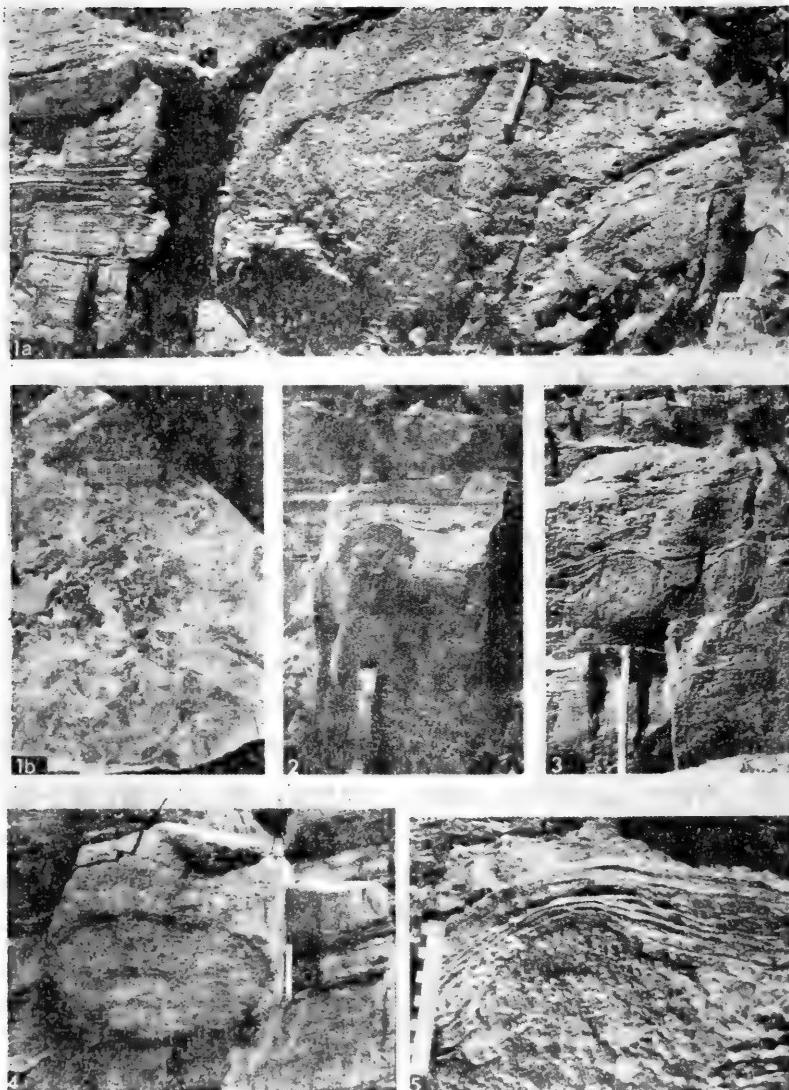


图 版 I

图 1a,b. (a) 圆锥形凝块石的生物岩礁, Serie lie de vin 的上层。 (b) 相同生物岩礁顶部切片, 显示具有微弱纹理的叠层石柱体的排列 (标度以毫米为单位)。

图 2,3,5. Serie lie de vin 中层的层状凝块石较高拱形生物岩礁 (标度以厘米为单位)。

图 4. 与图 1a 属同一层的凝块石, 具薄层混合凝灰岩 (标度以厘米为单位)。

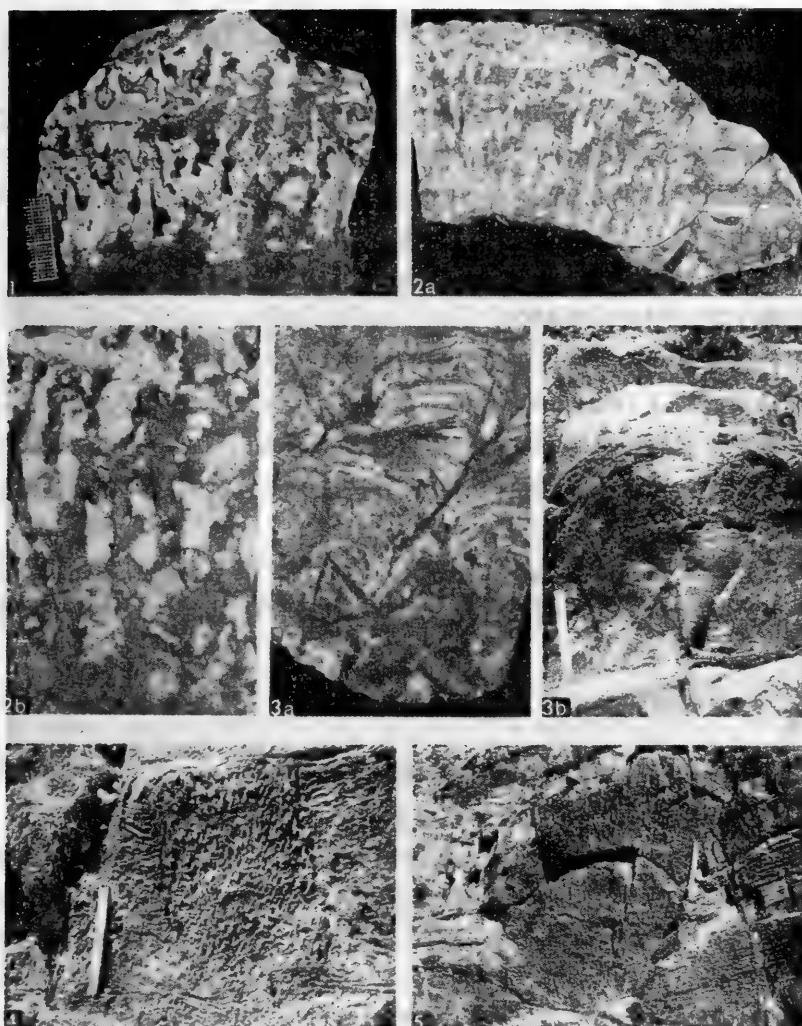


图 版 II

图 1. 显示两种不同内部构造的切片：底部是凝块石的凝结组织，上部是柱状分叉叠层石构造 (Serie lie de vin 下层, 标度以毫米为单位)。

图 2a, b. (a) Serie lie de vin 下层的柱叠层石切片。形状相似于 *Linella* 和 *Acaciella* (标度以毫米为单位); (b) 为 (a) 切片的放大照片 ($\times 0.6$)。

图 3a, b. (a) 具针状晶体的柱叠层石切片，晶体可能是石膏，并被方解石交代，Serie lie de vin 上层 ($\times 0.6$)。 (b) 选自图 3a 切片的叠层石生物礁照片 (标度以厘米为单位)。

图 4,5. Serie lie de vin 中层柱叠层石的生物岩礁，风化后柱体轮廓清晰(标度以厘米为单位)。

一些生物岩礁强烈重结晶或白云石化。在中层底部的岩层，含丰富的凝块石。它们或形成低平的生物岩礁，或形成明显起伏的生物岩礁，其中一些是锥状的。在一个单独层内的凝块石，一个接着另一个之上分布。垂直方向排列的凝块石被薄薄的泥灰岩夹层隔断。上层藻生物岩礁发育最好。凝块石厚近4米，最厚5米。

(2) 内部构造

1) 凝块石 由于风化作用出现皱纹组织，凝块石体与周围沉积明显不同。磨光的切片显示凝结的圆环构造，部分向上延伸。尤其在 *Serie lie de vin* 上层，除这些凝结组织之外 (Aitken, 1967)，凝块石中间的构造也发生变化。在厚的生物岩礁中，从它们底部的凝结构造向上变为指状和柱状构造。偶见平缓的纹理。

2) 叠层石 本文仅讨论柱叠层石。这些叠层石在柱体排列、连接和分叉上，以及纹理和微构造上都有相当大的变化。

据对平行和垂直柱体的切片研究，我们初步认为这些叠层石与 Walter (1972) 从澳大利亚阿马迪厄斯 (Amadeus) 盆地苦泉组描述的那些叠层石很相似。迄今所研究的叠层石材料与已报道的晚里菲和文德期称之为 *Acaciella*, *Tungussia* 和 *Linella* 群的叠层石十分相似。如果这些鉴定经详细调查并被进一步证实的话，那么酒淬岩系的年代能定为晚里菲。

迄今为止，凝块石被认为不具地层意义，它们尚未报道于晚期寒武纪。在阿杜杜尼恩找到的这些凝块石从总的形态上看与 Aitken (1967) 从阿尔伯达寒武纪和奥陶纪描述的几乎一样。

4. 环境

Serie lie de vin 的沉积物似乎是不同盐度的温暖浅水沉积。上灰岩也可能存在相似的条件。仅在下寒武统页岩-灰岩岩系显示出稳定的海相条件。

Serie lie de vin，尤其是上层，是由稍有垂向变化的灰岩和白云岩交替而成。灰岩呈深灰色，细晶，含凝块石；白云岩呈浅褐色，细至粗晶，含叠层石。值得注意的是，由柱叠层石组成的大型生物岩礁没有白云石化或微白云石化，而小的 LLH 和 SH 藻构造主要由白云岩组成。因此，在不同的相中，岩石学的变化与藻构造的变化相一致。

Aitken (1967) 把凝块石限定在下潮汐带最下部，而柱状和指状叠层石位于潮间带。水深的相对变化与我们在剖面上所作的观察完全相符。但仍然没有从潮汐的活动得到证实。

在多数情况下，凝块石的基层是松软的灰质泥；确实，早期固结的凝块石沉陷到泥中，这一点从基层具有向下弯曲的纹理可以得到证实。

在凝块岩生长过程中，没有见到强烈的水动荡迹象，因为围岩多半是不具内碎屑的纹层状泥岩。盖在凝块石上的岩层通常是泥灰岩。它们常常充填在缺少任何明显侵蚀间断而有起伏的生物层上。因围岩重结晶和白云石化作用，柱叠层石生长环境中的水能量很难辨认。

凝块石和叠层石仅发现于阿杜杜尼恩，其中大部分在年代上属晚期寒武纪。上灰岩的最上部属寒武纪，年代是根据丰富的三叶虫和古杯类确定的。在凝块石生物岩礁生长的古杯与酒淬岩系上层中描述的相似，岩层由暗灰色和黑色灰岩组成。显然，古杯生物岩礁

是在与凝块石相似的群落生境中逐步形成的，但这个结论仍是假设的。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Aitken, J.D.: Classification and environmental significance of cryptalgal limestones and dolomites, with illustrations from the Cambrian and Ordovician of south-western Alberta. *J. Sedimentol. Petrol.* 37, 1163-1178 (1967).
- Choubert, G.: Histoire géologique du Precambrian de l'Anti-Atlas. Notes Mém. Serv. Géol. Maroc 162 (1963).
- Choubert, G., Boudda, A., Faure-Muret, A.: Essai de chronologie du Precambrian supérieur du Sud marocain. *C.R. somm. Soc. Géol. France* 1973, 123-124 (1973).
- Walter, M.R.: Stromatolites and the biostratigraphy of the Australian Precambrian and Cambrian Spec. Pa. *Paleontol.* 11, 268 pp., 55 Figs., 34 Pls. (1972).

印度喜马偕尔邦西下喜马拉雅山脉里菲叠层石*

[印] A. K. 辛哈

1. 引言

随着苏联、澳大利亚、美国 (Semikhatov, 1962; Krylov, 1963, 1967; Komar 等, 1965; Raaben, 1969b; Walter, 1972; Serevryakov 和 Semikhatov, 1974) 和其它一些地区新的研究方法和分类的迅速发展, 人们发觉叠层石是晚前寒武纪或里菲地层对比的有用工具。叠层石在世界各地均有发现, 特别是在前寒武纪碳酸盐地层中尤其丰富。它们是经历一定程度的变形和变质而残存下来的 (Valdiya, 1967, Walter, 1972)。如同 Glaessner (1971) 和其它学者所强调的, 分叉柱叠层石显示出一定的进化迹象。根据叠层石组合确定的地层单位与同位素年龄资料是接近的(海绿石的钾-氩年龄, Raaben, 1969b)。

下喜马拉雅山脉叠层石的系统研究仅有十多年的历史。Misra 和 Valdiya (1961) 报道了库茂恩地区皮托拉加尔的甘戈利哈特 (Gangolihat) 白云质灰岩中的 *Collenia*, Oldham (1888), Pilgrim 和 West (1928) 报道的喜马偕尔邦碳酸盐地层中的“假生物构造”, 被鉴定成一种叠层石群 (即由 Valdiya 于 1962 及 1969 年定为 *Baicalia*)。Valdiya 研究了甘戈利哈特、德奥汉 (Deohan)、通达帕塔尔 (Tundapathar) 和沙利 (Shali) 组的叠层石, 指出这些组的时代隶属中里菲晚期。在库茂恩一带, Dixit 从索梅什瓦尔 (Someshwar) 地区, Benerjee (1970) 从邦加尔萨尔朱 (Pungar-Sarju) 峡谷, Misra 和 Kumar (1966) 从巴多利塞拉 (Badolisera) 地区描述了产于甘戈利哈特组延伸部分的相似形态但定为不同名称的叠层石。在查谟地区, Gupta 和 Dixit (1970), Gupta 和 Dixit (1971), Singh 和 Vimal (1972) 及 Raha 和 Sastry (1973) 发现了能将灰岩的时代确定为前寒武纪的叠层石。

研究区的地质状况如图 1 所示。叠层石产地位于沙利组陆源碳酸盐岩和西姆拉群类复理石岩系的原地或准原地岩体的构造窗 (Srikantia 和 Sharma, 1971); 它们被乔恩索-布莱尼-因费雷、格罗-格罗·塔尔 (Jaunsar-Blaini-Infra Krol-Krol Tal), 查伊尔 (Chail) 和朱托夫 (Jutogh) 三个外来的岩体所覆盖。在 Pilgrim 和 West (1928), West (1939), Gansser (1964), Fuchs (1967), Srikantia 和 Sharma (1969, 1971), Valdiy (1970), Sinha (1972) 和 Srikantia (1973) 的著作中能见到更详细的有关论述。

2. 形态学特征和分类

叠层石的形态学特征是专门研究有关叠层石的(1)产出方式, (2)单个柱体形态, (3)

* 原题 “Riphean Stromatolites from Western Lower Himalaya, Himachal Pradesh, India”, 作者 A. K. Sinha.

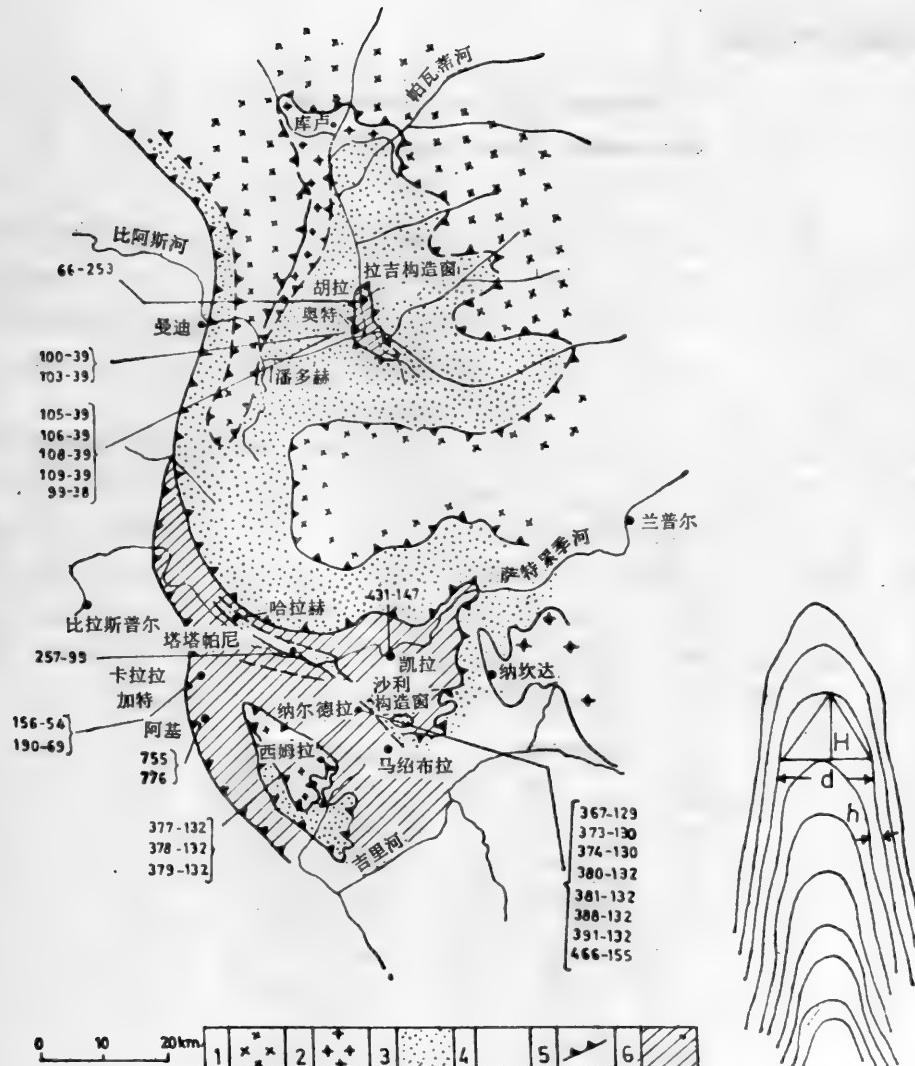
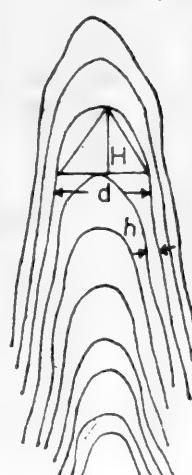


插图1 表示叠层石产地的西姆拉-库卢地区的构造纲要图
(仿照 Ashgirei 和 Sinha 的图)。

1.上喜马拉雅山脉逆掩盘,不分异; 2.朱托夫逆掩盘; 3.查伊尔逆掩盘; 4.乔恩索-布莱尼-因弗雷·格罗-格罗·塔尔逆掩盘和其它时代更新的岩石; 5.逆掩盘表面; 6.原地岩石(里非沙利组陆源碳酸盐岩和西姆拉群类复理石岩系)。

插图2 Conophyton 轴带描述参数(d : 轴带宽; H/h 加厚系数)。根据 Komar 等, 1965; Walter, 1972 修正。



柱体大小,(4)分叉和(5)叠层石微层形态(见图2)。

在微层特征、分叉方式和柱体形态的基础上,采用了下列 Raaben (1969a) 的分类:

- (1) **Conophytonida** 超群: 不分叉圆筒状柱体 (*Colonnella* 群, *Conophyton* 群)。
- (2) **Kussiellida** 超群: 简单平行分叉, 圆筒状柱体 (*Jurusania* 群)。
- (3) **Tungussida** 超群: 散开分叉, 柱体向上增宽, 杯形, 柱体轴向上扩散 (*Tungussia* 群, *Baicalia* 群等)。

3. 柱叠层石系统描述

Jurusania Krylov (1963) 群 *Jurusania himalayica* 新型

(插图 4; 图版 I, 图 1, 2; 图版 II, 图 1, 2, 3)

模式标本(标本号 4535 /775)存放在莫斯科地质研究所,此标本具有次圆筒状柱体,柱体横断面圆形,不规则形,有时拉得很长。柱体直径 1.0—4.0 厘米,高 6—8 厘米或更高。柱体侧表面呈细齿状,具分散稀疏而下垂的檐和小的连接桥。纹层不遮盖。在平行和近垂直的相邻柱体之间的间距从 0.2 至 0.3 厘米或更大。少数柱体是分叉的,较宽的柱体分为较窄的柱体,即简单平行分叉。局部相邻柱体可以融合。

组成柱体的纹层向上简单地拱起,边缘没有任何遮盖。一些弧形纹层通常是圆滑的,有时有一点棱,偶尔由于次生弯曲而变得很复杂。纹层凸度系数 (h/d) 多数 0.1 至 0.4,少数达 0.5。在柱体中心部分,纹层较厚,厚纹层常常分裂成 2 至 4 个较薄的间层。纹理细而清晰。接触紧密的泥晶灰岩层厚 0.1 毫米(通常厚 0.2—0.4 毫米)这是很独特的结构特征。泥晶灰岩层暗灰色,色彩分布均匀或呈带状,并观察到直径为 0.01 毫米分散或成片的暗色点状物。泥晶灰岩纹层的下部边界平坦,而上部通常不平坦或起伏。泥晶灰岩微层与柱体其余部分的均一结晶碳酸盐(亮晶灰岩)相对照特别醒目。

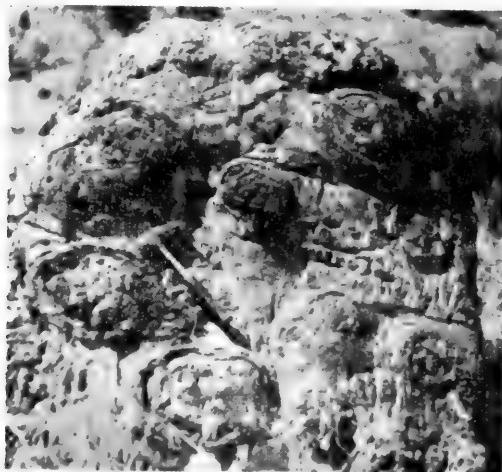


插图 3 萨特累季河谷沙利构造窗凯拉附近的叠层石产状。



插图 4 *Jurusania himalayica* 新型的形态复原及其柱体,标本号 775,776,西姆拉阿基。

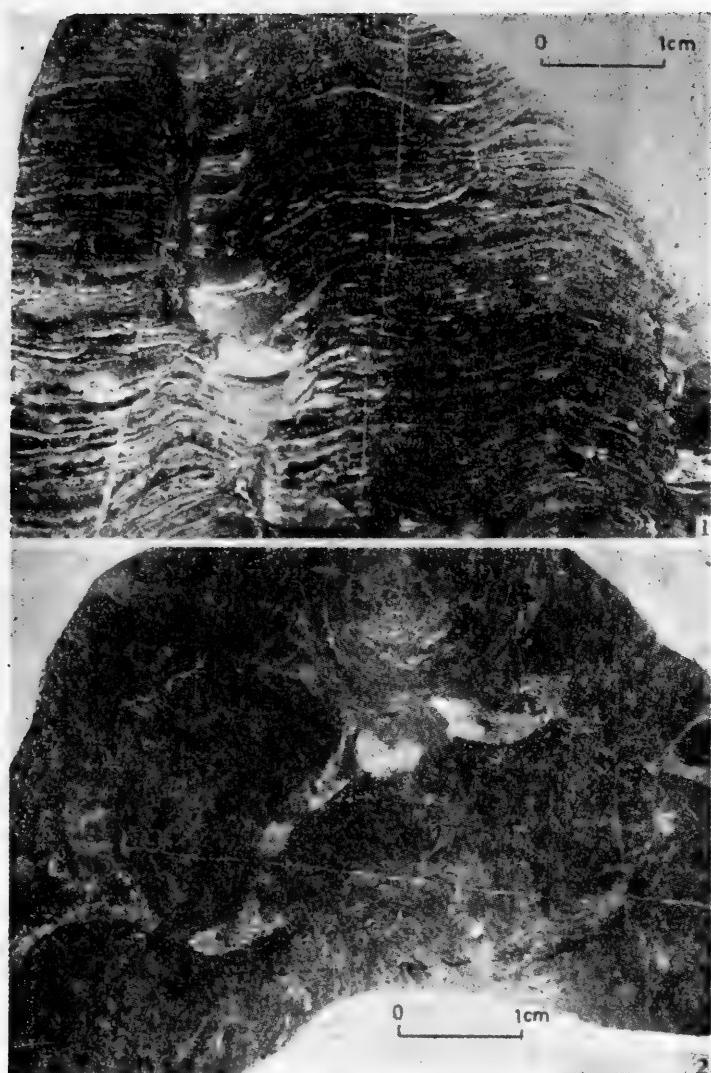


图 版 I

图 1,2. *Jurusania himalayica* 新型,薄片显微构造: 纵(图 1)和横(图 2)断面,显微照片,阿基(西姆拉西南 20 公里),标本号 775。

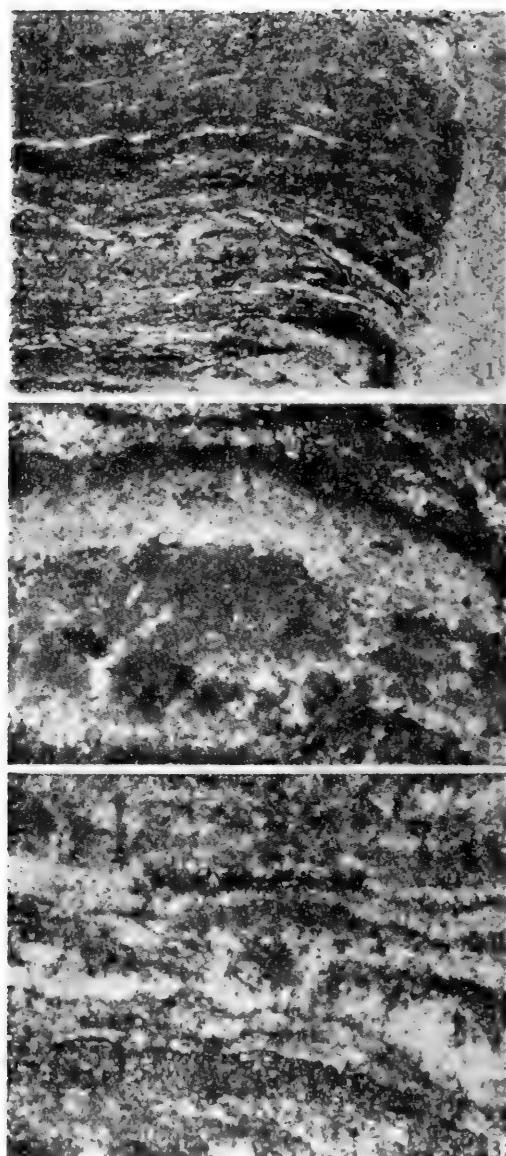


图 版 II

图 1,2,3. *Jurusania himalayica* 新型,薄片显微构造显示厚的纹层分裂和暗色泥晶灰岩层,显微照片: 图 1, $\times 8$; 图 2, $\times 20$; 图 3, $\times 20$ 。

材料 两块标本，标本号 775 和 776（存放在莫斯科地质研究所）。

产地 阿基（西姆拉西南偏西 20 公里）西姆拉板岩系（卡卡尔哈蒂灰岩）。

时代 *Jurusania* 群广泛分布于晚里菲和文德。

比较讨论 阿基地区 *Jurusania* 群的当前新形在结构上与该群所有形均有区别，故我们创建一新型。新型名称来源于喜马拉雅山脉。本形在形态结构上具有 *Jurusania Krylov* 群的所有基本特征，但是，它具有自身独特的次一级特征，例如多数柱体横切面不规则，平均直径较小。就这些特点而言，*Jurusania himalayica* 新型较接近于 *Jurusania nisvensis* Raaben 和 *J. sibirica* (Yakovlev)。新型的纹层较薄，柱体边缘悬挂的檐比较小和整个柱体表面比较规则而区别于 *J. nisvensis*；在结构上，明显地区别于 *J. sibirica* (Yakovlev)。

Jurusania (?)sp. indet. (插图 5)

此标本为细圆筒状柱体，高 6—7 厘米，直径为 0.9—1.5 厘米；柱体横断面不规则，圆形或长圆形；侧表面不平整，呈细锯齿形，具檐稀疏较大的。没见到纹层遮盖，沿表面经常存在缝合线。整个叠层石遭受较深度的再结晶作用而变形，故难于准确鉴定。大部分柱体彼此平行，有时较宽的柱体分成两个较窄的平行柱体，分枝不加宽。可是柱体分开的部分与主轴方向呈锐角倾斜，这部分柱体多半又会第二次融合。其中一标本从底到顶柱体变化为分层的不规则波浪形的枕状构造。柱体之间的间隔通常为 0.3—0.5 厘米。在柱体间隔处，有许多叠层石纹层的皱纹。

柱体的纹理十分清晰。拱层高，常呈次锥形，凸度系数 0.5—0.8，有时达 1.0。泥晶灰岩的微层代表微构造的主要成分，不中断地从柱体一端伸延至另一端。在切片中，它们呈近于均一的灰色，或斑点状。纹层厚从 0.3—0.4 毫米至 1.0 毫米或更厚。在柱体边缘，纹层理稍变薄。泥晶灰岩的微层被分为更薄的 0.05 至 0.8—1.0 毫米的均匀结晶碳酸盐纹层。

比较讨论 本型很可能与 *Jurusania* 群有亲缘关系。它以柱体平均直径较小区别于以往描述的所有型，在这些型中间，仅 *J. nisvensis* Raaben 的柱体直径较小。

上述 *Jurusania* 型以柱体边缘缺少密封的边区别于典型的型。本型的纹层结构，明显区别于从阿基地区的 *Jurusania himalayica*。在形状和结构上，本型比较接近 *J. cylindrica* 和 *J. nisvensis*，区别在于组成柱体的大小。由于材料保存不令人满意，不允许建立新型。它可能是 Valdiya (1969) 称为 *Collenia parva* 的上倍尔特 (Beltian) 的一个型。

材料 三块标本，标本号 377-132, 378-132, 379-132。

产地 纳尔德拉，西姆拉板岩系（纳尔德拉灰岩）。

时代 晚里菲或文德。

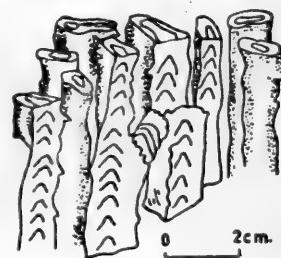


插图 5 *Jurusania(?) sp. indet.* 碎块的形态复原，标本号 377-182，西姆拉纳尔德拉 (Naldera) 山脉。

Tungussia Semikhato 1962 群。

Tungussia (?) Semikh. sp. indet. (插图 6)

四个不完整柱体的破碎标本，分叉轴向着不同方向，与地层表面的倾斜度有时达 45° 。柱体形状不规则，稍弯曲，从基部至上部直径由 1.5 厘米变化到 5 厘米。侧部边界不规则，具凸起，而其它地方，全部或部分遮盖。

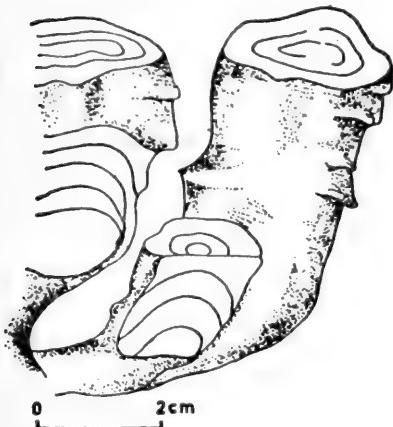


插图 6 *Tungussia*(?) Semikh. sp. indet. 形态复原, 标本号 481-147,
凯拉, 沙利构造窗, 沙利组。

是由于缺少次水平和低角度轴的柱体构造, 所作的鉴定是可疑的。由于再结晶作用, 不可能鉴定到型。

材料 标本号 431-147。

产地 西姆拉东北萨特累季河谷的凯拉, 沙利组。

时代 中里菲至文德。

讨论 柱体侧部边缘和纹层形态特征表明此型隶属于 Semikhato 描述的 *Tungussia* 群, 但

Conophyton Maslov, 1937 群

Conophyton ex gr. *cylindricus* (Grabau) (插图 7, 8)

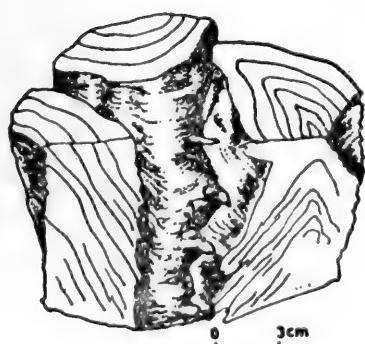


插图 7 *Conophyton* ex. gr. *cylindricus* (Grabau) 的形态复原, 标本号 100-39,
奥特北 1 公里, 沙利组。

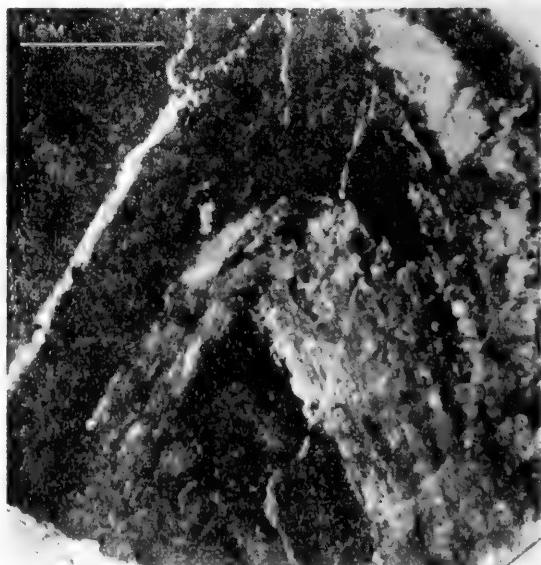


插图 8 *Conophyton* ex. gr. *cylindricus* (Grabau)
薄片显微构造 (显微照片): 示锥顶部分加厚, 奥
特北 1.5 公里, 沙利组。

次圆筒状柱体，直径6—8厘米，横切面圆形或椭圆形。在底部柱体近平行。未见分叉。柱体间距宽不超过3—4厘米。柱体侧表面不规则，具檐和凸起。纹层平坦，透镜状，在柱体中心部分加厚。它们是由淡黄色透明的结晶碳酸盐组成。单个纹层厚1.0—1.2毫米，但在中心部分可达1.5毫米。

材料 标本号100-39, 103-39。

产地 奥特村，拉吉构造窗沙利组(库卢)。

时代 早和中里菲。

讨论 碳酸盐纹层的再结晶作用破坏了微构造的细节，以致影响型的鉴定。我们依据显著的带状微层的存在将此标本置于 *Conophyton cylindricus* Maslov 亚群。在苏联、南非(阿扎尼亚)、撒哈拉、中国及北美的里菲，均有 *Conophyton* 的记载。在印度，Valdiya (1969) 从文迪亚系塞姆里统，Raha 和 Sastri (1973) 从查漠灰岩中描述了 *Conophyton cylindricus*。

Colonella Komar, 1964 群

Colonella sp. indet (插图9)

柱体不分叉，彼此平行。柱体横断面圆形，直径8—15厘米。柱体侧部边界不平坦，不遮盖。纹层微凸，呈简单的相当低的拱，凸度系数介于0.3和0.4之间。显微镜下研究表明，由均匀的淡黄褐色结晶碳酸盐组成的微层厚度不变(1.2至3.0毫米)。

材料 6块标本采于两处露头，标本号66-253, 105-39, 100-39, 108-39, 109-39, 99-38。

产地 奥特村拉吉构造窗，沙利组(库卢)。

时代 早、中里菲。

比较讨论 纹层具有简单带状结构相似于 Komar (1964) 描述的 *Colonella laminata*。但后者带状微层薄(0.5—1.0毫米)和纹层呈抬起的钟形，故不能确切鉴定到型。Raha 和 Sastry (1973) 从查漠灰岩中描述了这类叠层石。Valdiya (1969) 从法温(Fawn)灰岩(文迪亚系)和甘戈利哈特白云岩(皮托拉加尔)鉴定的 *Collenia columnaris* 可能是 *Colonella* 群。

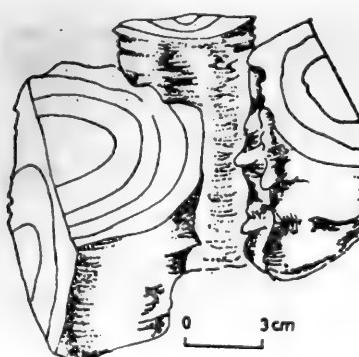


插图9 *Colonella* sp. 形态复原，标本号
105-39，奥特村1公里，沙利组。

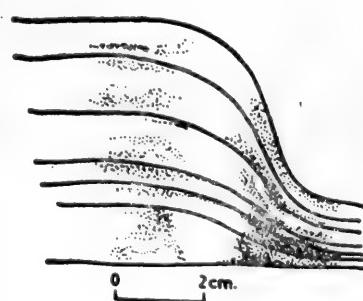


插图10 山形叠层石的形态复原，标本号
75-233，胡拉东500米，沙利组。

4. 其它叠层石

山形叠层石 (插图 10)

直径 11—12 厘米，中心部分纹层厚 1.5—2.5 毫米或更厚，在边缘部分纹层向下急剧弯曲，同时向外变薄。纹理清晰。

讨论 因细节没有保存，难于鉴定。Valdiya 在库茂恩的下沙利灰岩 (H. P.)，塔尔克达 (Thalkedar) 和甘戈利哈特白云岩中，将它描述为 *Collenia symmetrica*。

材料 标本号 75-233。

产地 胡拉村“拉吉构造窗”，下喜马拉雅山脉(库卢)，沙利组。

时代 里菲。

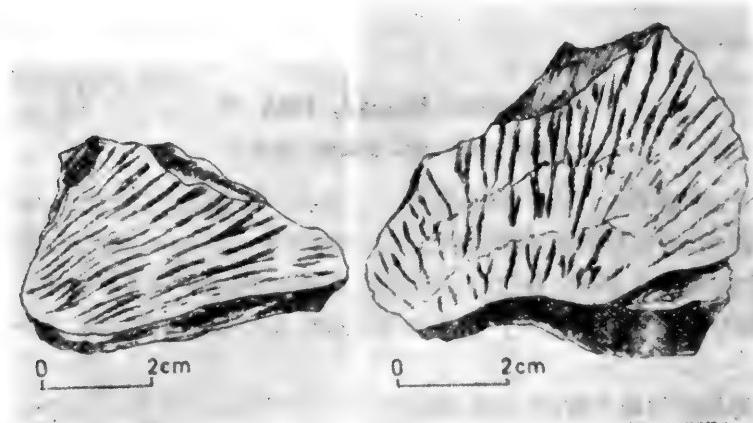


插图 11 *Newlandia* (相似) 构造形态复原。标本号 267-99，塔塔帕尼，沙利组。

Irregulararia Korolyuk(?) 群 (插图 12, 13)

讨论 纹层构造是高度变形和角砾化的，具细波浪状微层。这类典型的叠层石产自查漠灰岩 (Raha 和 Sastry, 1973)。

时代 它指示的时代比较年轻(文德)。可是，这类薄层叠层石的准确年代待进一步研究。

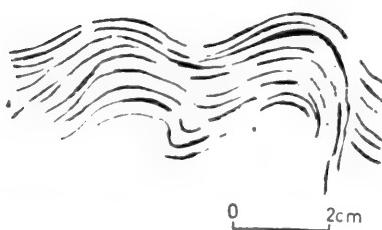


插图 12 *Irregulararia* 群形态复原，
卡拉拉加特，卡卡尔哈蒂灰岩。

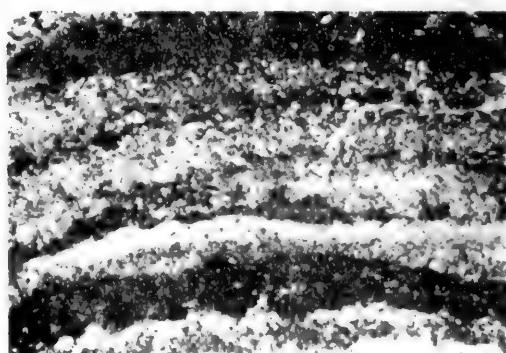


插图 13 *Irregulararia* Korolyuk 群的薄片显微
构造，显微照片， $\times 20$ ，标本号 388-132。

材料 156-54, 190-69; 367-129, 373-130, 374-130, 380-132, 381-132, 388-132, 391-132, 466-155。

产地 卡拉拉加特(卡卡尔哈蒂灰岩);纳尔德拉—马绍布拉, 西姆拉板岩系(纳尔德拉灰岩)。

Newlandia 群 (插图 11)

前上里菲, 可是近年来此化石也报道于年轻的地层中(即文德)。

材料 257-99。

产地 塔塔帕尼, 沙利组。

5. 叠层石的地层意义

根据所研究的叠层石及其已知的地层分布, 我们可以推断, 比阿斯河谷的沙利组是早里菲的沉积 (*Conophyton* 和 *Colonella* 组合的存在), 而萨特累季河谷时代较新的 *Tungussia* 群和 *Newlandia* 群的存在, 大概表明是中里菲。考虑到存在 *Conophyton-Colonella* 组合, Valiya (1969) 提议下沙利灰岩与中、上里菲过渡的喜马拉雅组的碳酸盐相当的意见是无法令人接受的。不管怎样, 查漠灰岩中相似叠层石的记载 (Raha 和 Sastry, 1973) 表明它可以与拉吉构造窗沙利组对比。

根据现有的资料, 尽管沙利组在时代上可能包括一点早里菲和晚里菲, 但它大体上相当于中里菲是合适的。

在另一方面, 由于存在晚里菲和文德特有的 *Jurusania* 群, 有较大把握断定纳尔德拉和卡卡尔哈蒂类复理石西姆拉板岩系碳酸盐地层的时代。作者创建了一个名为 *Jurusania himalayica* 的新型。除此以外, 在纳尔德拉-马绍布拉山脊的碳酸盐岩中鉴定了 *Jurusania* 群的另一个型。在卡拉拉加特, 纳尔德拉和马绍布拉的西姆拉板岩系的碳酸盐中存在 *Irregularia*, 它的时代延至文德。因此, 人们能有把握地断定, 卡卡尔哈蒂和纳尔德拉灰岩确实比产 *Conophyton* 群、*Colonella* 群和 *Newlandia* 群叠层石的沙利组年轻。根据 *Jurusania* 群和 *Irregularia* 群认为卡卡尔哈蒂和纳尔德拉灰岩的时代为较晚的里菲至文德。

从库茂恩东南伸延至查漠西北, 即皮托拉加尔-特查姆 (Tejam)-德奥班 (Deoban)-沙利-查漠带的陆源碳酸盐岩 (Misra 和 Valdiya, 1961; Dixit, 1966; Misra 和 Kumar, 1966; Valdiya, 1969; Banerjee, 1970; L. M. Gupta 和 Dixit, 1970; V. J. Gupta 和 Dixit, 1971; Raha, 1972; Singh 和 Vimal, 1972; Raha 和 Sastry, 1973) 的特点是存在里菲叠层石, 并支持了在里菲时期为浅海盆地的看法。

在西姆拉板岩系的纳尔德拉和卡卡尔哈蒂灰岩 (Pilgrim 和 West, 1928) 及巴桑塔普尔组中具有丰富的 *Jurusania* 群和其它较晚的叠层石, 从而得出这种复理石盆地 (Sinha, 1972, 1975) 的产生比沙利盆地稍晚的结论。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Ashgirei, G.D., Sinha, Anshu K., Raaben, M.E., Dmitrenko, O.B.: New findings on the geology of Lower Himalaya, Himachal Pradesh, India. *Chayanica Geologica* 1 (2), 143–151 (1975).
- Banerjee, D.M.: A study of some stromatolites from the calc zone of Sarju – Pungar Valley Areas in Kumaun Himalaya. *J. Palaeol. Soc. Ind.* 14, 66–76 (1970).
- Cloud, P.E., Jr., Semikhatov, M.A.: Proterozoic stromatolite zonation. *Am. J. Sci.* 267, 1017–1061 (1969).
- Dixit, P.C.: A study of stromatolites from Girichina area, District Almora, Kumaun Himalayas. *Pub. Cent. of Advan. Study Geol.*, Chandigarh 5, 83–92 (1966).
- Fuchs, G.: *Zum Bau des Himalaya*. Wien 1967.
- Gansser, A.: *Geology of Himalayas*. New York: Wiley Interscience 1964.
- Glaessner, M.E.: Die Entwicklung des Lebens im Präkambrium und seine geologische Bedeutung. *Geol. Rundschau* 60 (4), 1323–1339 (1971).
- Gupta, L.N., Dixit, P.C.: On the occurrence of Stromatolites from the "Great Lime-stone" north Katra (Jammu Province). *Sci. Cult.* 36 (3), 185–186 (1970).
- Gupta, V.J., Dixit, P.C.: A note on algal stromatolites from the great Limestone of Riasi, J. and K. *Sci. Cult.* 37 (2), 253–354 (1971).
- Komar, V.A.: Stromatolites of Upper Precambrian of the north of the Siberian Platform and their stratigraphic importance. *Trudy Acad. Sci. USSR, Geol. Inst.* 154 (1966).
- Komar, V.A., Raaben, M.E., Semikhatov, M.A.: *Conophyton* in the Riphean of the USSR and their stratigraphic importance. *Trudy Geol. Inst. Leningrad* 131, 77 (1965) (In Russian).
- Krylov, I.N.: Columnar branching stromatolites of the Riphean deposits of the Southern Ural and their importance for the stratigraphy of the Upper Precambrian. *Trudy Geol. Inst., Leningrad* 69, 133 (1963) (In Russian).
- Krylov, I.N.: Riphean and Lower Cambrian stromatolites of Tien-Shan and Karatau. *Trudy Geol. Inst., Leningrad* 171, 76 (1967) (In Russian).
- Misra, R.C., Kumar, S.: A note on the occurrence of Stromatolities from the Thalkedar Limestones from Raintola, Distt. Pithoragarh, U.P. *J. Pal. Soc. India* 5.9, 31–33 (1966).
- Misra, R.C., Valdiya, K.S.: The calc zone of Pithoragarh with special reference to the occurrence of stromatolites. *J. Geol. Soc. India* 278–90 (1961).
- Oldham, R.D.: The sequence and correlation of the Pre-Territory sedimentary formation of the Simla region of the Lower Himalayas. *Rec. Geol. Surv. Ind.* 21, 130–143 (1888).
- Pilgrim, G.E., West, W.D.: The structure and correlation of the Simla rocks. *Mem. Geol. Surv. Ind.* 53 (1928).
- Raaben, M.E.: Upper Riphean stromatolites (Gymnosolenida). *Trudy Geol. Inst., Leningrad*, 203–100 (1969a) (In Russian).
- Raaben, M.E.: Columnar stromatolites and Late Precambrian Stratigraphy. *Am. J. Sci.* 267, 1–18 (1969b).
- Raha, P.K.: A note on the occurrence of algal stromatolites in the Jammu Limestone, Udhampur Dist., Jammu and Kashmir. *Ind. Min.* 26 (1), (Silver Jubilee Volume) (1972).
- Raha, P.K., Sastry, M.V.A.: Stromatolites from the Jammu Limestone, District Udhampur, Jammu and their stratigraphic and palaeogeographic significance. *Him. Geol.* 3, 135–147 (1973).
- Semikhatov, M.A.: The Riphean and Lower Cambrian of the Yenisey Mountains. *Trudy Geol. Inst., Leningrad* 68, 242 (1962) (In Russian).
- Serebryakov, S.N., Semikhatov, M.A.: Riphean and Recent Stromatolites: A comparison. *Am. J. Sci.* 274, 556–574 (1974).
- Singh, P., Vimal, K.P.: Discovery of stromatolities from Sirban Limestone of Riasi. *J. and K. State. J. Pal. Soc. India* 15, 6–9 (1972).
- Sinha, Anshu K.: Tectonic position, Lithology and Age of Autochthonous Simla and Shali series and the Problem of Tectonic Unit Jaunsar, Blaini, Infrakrol, Krol and Tal in Himalaya (India). Unpublished Ph.D. thesis, Friendship Univ. Moscow 1972 (In Russian).
- Sinha, Anshu K.: Calcareous Nannofossils from Simla Hills (Himalaya, India), with a discussion on their age in the tectono-stratigraphic column. *J. Geo. Soc. India* 16 (1), 69–77 (1975).

- Srikantia, S.V., Sharma, R.P.: Shali Formation — A note on the stratigraphic sequence: Bull. Geol. Soc. Ind. **6** (3), 93–97 (1969).
- Srikantia, S.V., Sharma, R.P.: Simla Group — A reclassification of the "Chail Series", "Jaunsar Series" and "Simla Slates" in the Simla Himalaya. J. Geol. Soc. Ind. **12** (3), 234–240 (1971).
- Srikantia, S.V.: An outline Tectonic Picture of the Simla Himalaya with special reference to Shali and other structural Belts. Sem. Geodyn. Him. Region, Intra Union Comm. Geodyn., N.G.R.I. Hyderabad, India, 122–135 (1973).
- Valdiya, K.S.: Note on the discovery of stromatolitic structure from the Lower Shali Limestone of Tattapani, near Simla, H.P. Curr. Sci. **31**, 64–65 (1962).
- Valdiya, K.S.: Stromatolites of the Lesser Himalayan Carbonate formation and the Vindhyan. J. Geol. Soc. India **10**, 1–25 (1969).
- Valdiya, K.S.: Simla Slates: The Precambrian Flysch of the Lesser Himalaya, its Turbidites, sedimentary structures and Palaeocurrents. Geol. Soc. Am. Bull. **81**, 451–468 (1970).
- Walter, M.R.: Stromatolites and the biostratigraphy of the Australian Precambrian and Cambrian. Spec. Paper in Palaeont. **11**, Palaeontol. Assoc. London 190 (1972).
- West, W.D.: Structure of the Shali Window. Rec. Geol. Surv. Ind. **74**, 133–163 (1939).

印度前寒武纪叠层石和叠层石礁的分布*

〔西德〕 W. A. 施尼策尔

苏联、澳大利亚、美国和非洲广泛开展了前寒武纪叠层石的研究工作，但有关印度前寒武纪叠层石分布的资料一直不多。只是近二十年来，才报道了文迪亚、库达帕盆地的叠层石，不久前还报道了喜马拉雅的叠层石 (Srinivasa Rao, 1947; Mohan, 1968; Prakash, 1966; Lotze, 1967; Sarma 和 Nageswara Rao, 1969; Valdiya, 1969)。1961—1969年，作者有机会调查了印度绝大部分前寒武纪沉积区，从库达伯、卡尔努尔、比马、帕哈尔、戈达瓦里、巴斯塔尔、恰蒂斯加尔一直到文迪亚。现已查明，叠层石广泛分布于前寒武纪碳酸盐地层中(插图1A)。因此，在印度也可望获得一个建立在叠层石和岩相基础上，并经少数同位素年龄验证的生物地层年表。通过对恰蒂斯加尔盆地大部分地区填图，并且在巴斯塔尔、卡尔努尔、比马盆地详细测制剖面，有可能建立一个能适用1000多公里范围的晚前寒武纪大的沉积旋回划分(见插图1A,B,C)。这个大沉积旋回以砂岩或暗色灰岩开始，以巨厚红层结束。根据库达帕盆地测得同位素年龄的平均值为1400百万年，人们认为该盆地的沉积时代为1600至1160百万年 (Aswathanarayana, 1962, 1964)。因此，上覆卡尔努尔系和恰蒂斯加尔系的时限应在1100至800百万年之间。正象苏联和澳大利亚所作的那样 (Salop, 1968; Glaessner 等, 1969……)，现在我们可以检验在多大程度上能利用叠层石来划分地层。

在印度，大多数叠层石出现在晚于1500百万年的地层中。迄今为止，印度半岛的下列各系有叠层石的报道。

1. 库达帕系

此系的叠层石主要发现于文帕莱 (Vempalle) 灰岩和白云岩及切艾尔 (Cheyair) 统的塔德帕特里 (Tadpartri) 灰岩中 (Prasad 和 Verma, 1967; Viswanathiah 和 Aswathanarayana Rao, 1967; Sarma 和 Nageswara Rao, 1969; Schnitzer, 1969a, 1971)，属于 *Collenia* 和 *Cryptozoon* 类型。这些叠层石个体很大，长可达6米，构成单独的礁体。

据作者的资料，Lotze (1961) 所描述的戈达瓦里带下库达帕的叠层石，实际上是属于时代较晚的卡尔努尔和恰蒂斯加尔系。

2. 卡尔努尔系

大量叠层石出现在整个纳尔吉 (Narji) 阶(旋回B和C)，成为大的造礁生物(插图2G,H)。它们不但出现在卡尔努尔系和比马盆地的白云岩地层中(图1B,C)，而且还出

* 原题 “Distribution of Stromatolites and Stromatolitic Reefs in the Precambrian of India”，作者 W. A. Schnitzer。

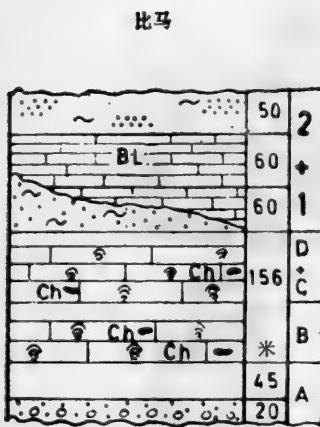
现在帕哈尔，戈达瓦里及彭甘加盆地 (Lotze, 1967; Schnitzer, 1969, 1971)。

3. 怡蒂斯加尔系

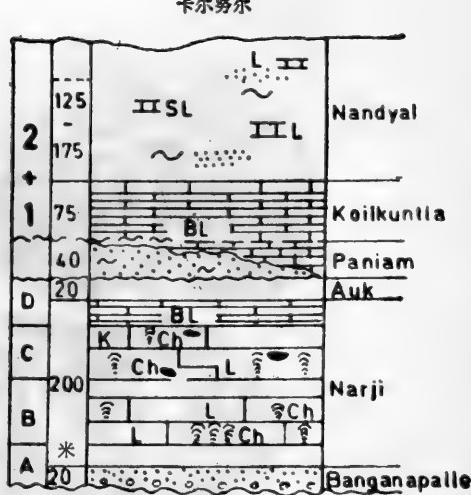
由作者定义的怡蒂斯加尔系 (Schnitzer, 1969a, 1969b) 包含极为丰富的富叠层石碳酸盐岩系。按照 Logan 等 (1964) 的分类, *Cryptozoon* 和 *Collenia* 构造及其一些过渡种类是主要类型, SH 和 LLH 类型尤其常见。巴斯塔尔-贾格达尔普尔盆地的第三和第四沉积旋回中富含叠层石和灰质泥灰岩中的小礁体构造(插图 2)。在怡蒂斯加尔盆地一个发育完整的旋回序列中, 几乎全部碳酸盐岩系都含叠层石, 然而叠层石主要集中在旋回 3 (Akaltara, Lilagar 阶, 插图 2D)、4 (Bhatapara, Nandini, Patharia-



图 1A—E (A) 与叠层石特别有关的库达伯系, 卡尔努尔系和怡蒂斯加尔系的分布 (根据作者在印度半岛的研究)。(B) 根据沉积旋回所作的区域对比: 北怡蒂斯加尔 (M.P.)—卡尔努尔盆地。(C) 卡尔努尔盆地与比马盆地的对比。(D) 怡蒂斯加尔盆地中部的标准地点。(E) 希里-卡尔肯纳白云岩的分布区: 楠加特黑色页岩相、有叠层石的希里礁白云岩相和层状卡尔肯纳白云岩相三者之间的关系。

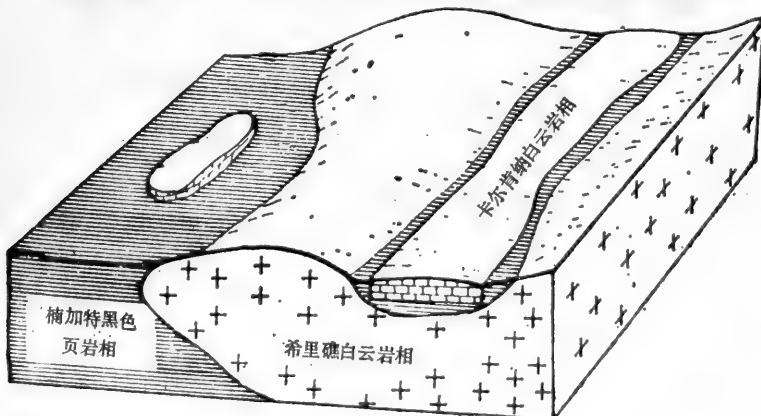


旋回序列是据
W. A. Schutze
的资料



旋回序列是据
W.A.Schutzer
的资料

地层序列是据
King (1972)
的资料



楠加特黑色
页岩相

希里礁白云岩带

E

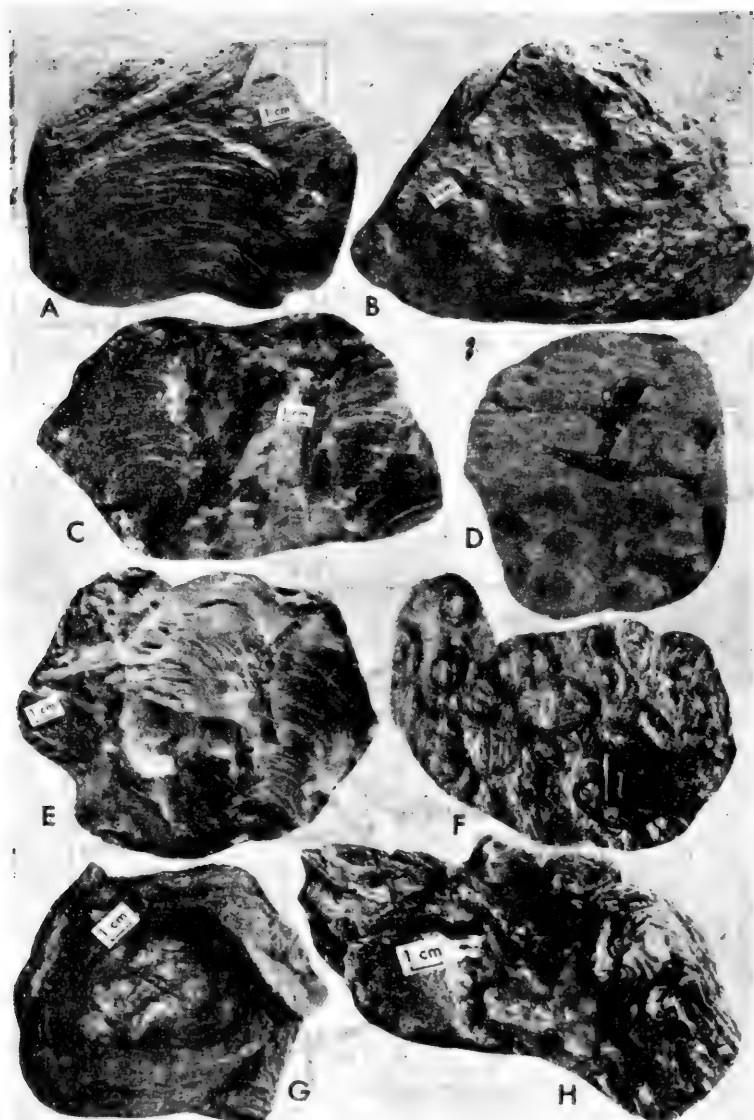


图 2A—H (A) 雷瓦附近(上文迪亚系)班迪尔灰岩中的叠层石。(B) 比拉斯普尔区希里礁体杂岩中的叠层石, 最大叠层石直径可达 1.5 米(旋回 5); (C) 赖普尔附近在楠迪尼 (Nandini) 灰岩中, 大多数叠层石为 SH 和 LLH 型(旋回 4a); (D) 比拉普尔斯区利拉加尔 (Lilagar) 层的造礁叠层石(旋回 3); (E) 赖普尔附近在班塔帕拉 (Bhatapara) 和楠迪尼灰岩中的叠层石多半为 SH 和 LLH 类型(旋回 4a); (F) 比拉斯普尔区希里矿山, 希里礁体杂岩边缘叠层石的表面花纹(旋回 5); (G 和 H) 卡尔努尔附近的纳尔吉阶(卡尔努尔系下部)大礁体中的硅化叠层石(旋回 B/C)

Umaray, Belha 阶, 插图 2C, E) 和 5 (Hirrikharkhena 阶, 插图 2B, F)。它们与库达帕系和上文迪亚系的叠层石(见图 2A, Bhander 灰岩)有很大区别。

在赖普尔和比拉斯普尔之间广泛分布的第 5 旋回特别值得注意。它包含与暗色白云

质页岩和层状白云岩互层的大的叠层石礁体。每个相的位置如插图 1 E 所示。楠加特 (Nandghat) 黑色页岩相和细粒卡尔肯纳 (Kharkhena) 白云岩相缺少叠层石，而希里 (Hirri) 礁白云岩相中(厚达 100 米) 则含有大量叠层石，主要出现于礁的边缘(插图 2B, F)。在礁体的内部，叠层石似乎消失，但这可能是由于成岩作用所致。恰蒂斯加尔系中最大的单个叠层石的直径可达 1.5 米。

4. 文迪亚系

在下文迪亚的卡哲哈特 (Kajrahat) 灰岩、法温 (Fawn) 灰岩和罗塔斯 (Rohtas) 灰岩中，发现许多叠层石和小型礁体。在上文迪亚比贾伊加尔 (Bijaigarh) 页岩，特别是班迪尔 (Bhander) 灰岩中也含有叠层石 (Prakash, 1968; Mohan, 1968; Valdiya, 1969; Schnitzer, 1969b, 1971; 插图 2A)。

Valdiya 根据叠层石的资料，把下文迪亚与下里菲(早于 1260 百万年)对比，把上文迪亚与中里菲 (1260—1000 百万年) 对比，并把下喜马拉雅富含叠层石的灰岩与中里菲及部分上里菲对比。

总而言之，在印度半岛及其外围地区的晚前寒武纪沉积中，叠层石的丰富程度和多样性可以与其它大陆报道的相媲美。因而能够尝试利用叠层石来划分印度的地层。从库达帕系到卡尔努尔和恰蒂斯加尔系，一直到上文迪亚系，叠层石的形态各具特色。下文迪亚系的叠层石与恰蒂斯加尔系的叠层石很相似。这阶段时间，对印度地盾如此广泛发育的富含叠层石的灰岩和白云岩系进行详细调查，对于确定生物地层系统是必要的。在确定整个生物地层系统的概念中，还必须包括同位素年龄(文迪亚样品的同位素年龄是变化无常的)、构造运动幕(其中有些被认为是世界性的)、特殊的气候因素(冰川，红层，高岭土外壳)和在许多大陆上得到公认的岩相划分的基本原则。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Aswathanarayana, U.: Age of the Cuddapahs, India. *Nature* **194**, 565–566 (1962).
- Aswathanarayana, U.: Determination of Rocks and Geochronology of India. *Intern. Geol. Congr.* 22 Sess. India (1964).
- Glaessner, M.F., Preiss, W.V., Walter, M.R.: Precambrian columnar stromatolites in Australia: Morphological and stratigraphic analysis. *Science* **164** (1969).
- Logan, B.W., Rezak, R., Ginsburg, R.N.: Classification and environmental significance of algal Stromatolites. *J. Geol.* **72**, 1, 68–83 (1964).
- Lotze, F.: Stromatolithen in jungpräkambrischen Kalken der Godavari-Zone. (*Kurze Mitteilungen zur Geologie Indiens I.*) *N. Jb. Geol. Paläontol. Mh.* **1967**, 11, 677–683 (1967).
- Mohan, K.: Stromatolitic structures from the lower Vindhyan, India, with additions from South Africa, Australia, and North Korea. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* **130**, 3, 335–353 (1968).
- Prakash, R.: Shell-like forms in the Basal stage, Vindhyan system: communicated for publication in the Current Science 1967a. Cited in: Krishna Mohan, Stromatolitic structures from the Lower Vindhyan, India, with additions from South Africa, Australia, and North Korea. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* **130**, 3, 335–353 (1968).
- Prasad, K.N., Verma, K.K.: Stromatolites from Vempalle formation of Cuddapah, Andra Pradesh. *J. Indian Geosci. Assoc.* **7** (1967).
- Salop, L.: Pre-Cambrian of the U.S.S.R. XXIII. *Intern. Geol. Congr. Prag*, **4**, 61–73 (1968).
- Sarma, S.R., Nageswara Rao, C.: Stromatolites from the Cuddapah basin. *J. Indian Geosci. Assoc.* **10**, 102–105 (1969).
- Schnitzer, W.A.: Mineral deposits as a basis for India's economy. *Nat. Res. Devel.* **1**, 145–168 (1975).
- Schnitzer, W.A.: Die jung-aigonischen Sedimentationsräume Peninsula-Indiens. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* **133**, 191–198 (1969a).
- Schnitzer, W.A.: Zur Stratigraphie und Lithologie des nördlichen Chhattisgarh-Beckens (Zentral-Indien) unter besonderer Berücksichtigung von Algenriff-Komplexen. *Z. deut. Geol. Ges.* **1966**, **118**, 290–295 (1969b).
- Schnitzer, W.A.: Das Jungpräkambrium Indiens („Purana-System“). *Erlanger Geol. Abh.* **85**, 1–44 (1971).
- Srinivasa Rao, M.R.: Algal structures from the Cuddapah limestone, Pre-Cambrian, South India. *J. Mysore Univ.* **5**; Sec. B. Sci., 67–72 (1947).
- Valdiya, K.S.: Stromatolites of the Lesser Himalayan carbonate formations and the Vindhyan. *J. Geol. Soc. India* **10**, 1 (1969).
- Viswanathiah, M.N., Aswathanarayana Rao, A.N.: Algal stromatolites from Cuddapah formations near Muttsukota, Anantapur District (A.P.) India. *Indian Mineral.* **8**, 62–65 (1967).

印度晚期寒武纪叠层石的沉积 岩石学和地球化学研究*

〔西德〕 N. K. 斯里瓦斯塔瓦

1. 引言

在印度半岛和印度的其它地区广泛分布着前寒武纪叠层石 (Valdiya, 1969; Schnitzer, 1971)。虽然这些生物沉积构造已应用到印度前寒武纪各沉积盆地的地层对比，但对它们的岩石和化学特征几乎还没有讨论过。

本文的主要目的在于阐述印度中部查蒂斯甘 (Chattisgarh) 盆地(插图 1) 晚期寒武纪沉积中极其发育的叠层石的岩石学和地球化学性质。Dutt (1963) 和 Schnitzer (1971) 已讨论过该盆地的地层和地质特征。这些沉积岩中的叠层石主要隶属于 Logan 等 (1964) 的 SH-V, LLH 和 SS-C 群。

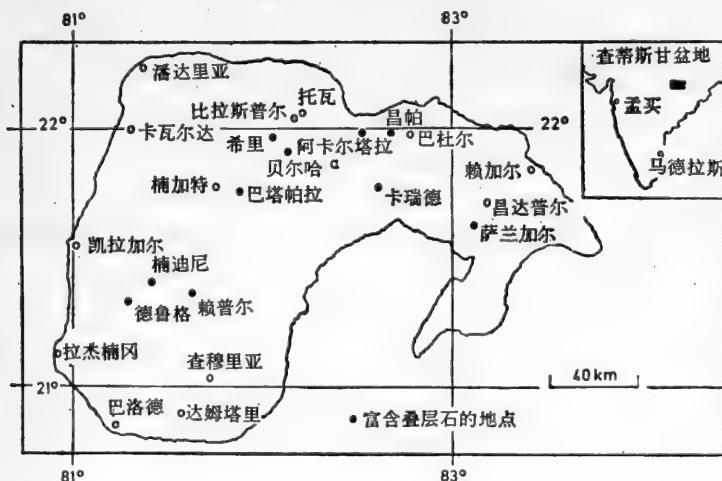


插图 1 地名索引图

2. 矿物学研究

通过 X 射线衍射和染色法的揭示，叠层石的主要成分是碳酸盐。在巴塔帕拉、楠迪尼、贝尔哈 (Belha)、希里地区的样品中，白云石占优势。在后两个地区，白云石达到最大值(插图 2)。铁方解石、铁白云石还存在于晶簇和孔隙中，特别是在楠迪尼、希里、阿

* 原题 "Sedimentpetrographical and Geochemical Studies of the Late Precambrian Stromatolites of India", 作者 N. K. Srivatava。

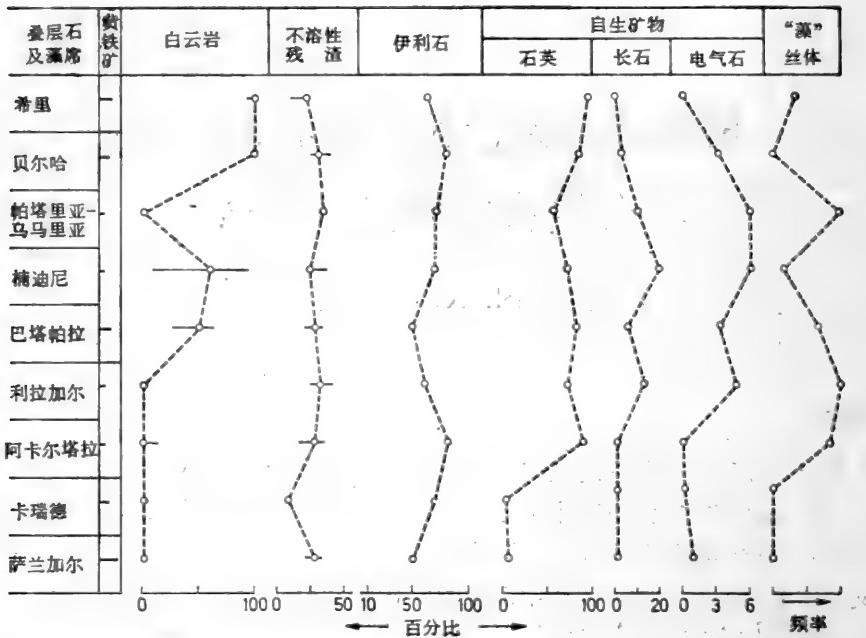


插图 2 沿剖面黄铁矿、白云石、不溶残余物、自生矿物和藻丝体的分布

卡尔塔拉 (Akalatara) 和巴塔帕拉的样品中更是如此。叠层石的硅化作用使其剖面中矿物的型式发生显著变化。希里地区的叠层石受次生硅化的影响特别明显。

不溶残余物的种类和数量在不同沉积和旋回的样品之间有明显变化(插图 2)，而同一层位的样品则显示稳定的特征。白云岩化和微柱状化直接影响了不溶部分的性质和数量。这些不溶部分主要由石英(自生的和碎屑状的)、长石(通常为新鲜的钠长石、微斜长石和正长石)、重矿物(锆石、金红石、电气石、锐钛矿、板钛矿和海绿石)、不透明矿物(黄铁矿、赤铁矿、针铁矿和磁铁矿)以及粘土矿物组成。粘土部分主要为水云母，其次为铁绿泥石。尽管在下伏和上覆的红层(砂岩、粉砂岩和泥岩)岩石中高岭石含量增加，没有结晶的高岭石仅存在于本层的少数样品中。作者发现在阿卡尔塔拉、贝尔哈和希里的样品中水云母最为富集(达 90%)。对叠层石及其共生岩石中的自生矿物的研究表明，叠层石含不溶的自生矿物(石英、长石、黄铁矿、电气石、板钛矿、绿泥石)比同期的碳酸盐和陆源岩石中的丰富。这一现象可以用叠层石的构成和生长环境的特殊性来解释 (Srivastava 和 Schnitzer, 1976)。

3. 微结构的研究

在这些剖面中，在查蒂斯甘盆地发现的多数生物沉积构造呈现厚度不等的(0.04—1毫米)细纹理，是由碳酸盐矿物、陆源物质和“藻丝体”相互叠覆形成的。纹理很有规律，与围岩的界限清晰(插图 3)。在显微镜下可以辨认出两种主要纹层状构造类型。第一类平坦、微呈波状、薄纹层状的微构造(0.04—0.1 毫米)，由微晶方解石组成，显示出带有层纹的透明斑点状结构，类似 Tyrrell (1969) 和 Davies (1970) 所描述的潮间带和潮上带的那些构造。这些构造也以其存在微波纹及富含沥青质和黄铁矿的性质为特征。层纹状

透明斑点的孔隙部分充填方解石，少数为铁白云石质、粘土质和隐晶硅质充填。这种构造类型在萨兰加尔和查蒂斯甘盆地的卡瑞德及其南面的巴斯塔尔（Bastar）盆地等地均有普遍发育。

第二类纹层状构造形成具有复杂内部构造的块层。有些样品有泥裂，这表明有时出露于水面（巴塔帕拉和利拉加尔地区）。这些藻类构造的最重要特征之一是存在线状、蠕虫状的丝状体（直径达10微米），如插图4所示。这些丝状体能抗白云岩化作用，因而在完全白云岩化的叠层石中可以保存下完好的丝状体（如在巴塔帕拉、楠迪尼和希里地区的样品中所见）。这些丝状体的真正性质正在研究中。由簇状透明方解石组成的更细的微构造广泛分布于富含粉砂质的利拉加尔（Lilagar）和帕塔里亚-乌马拉亚（Patharia-Umaraya）叠层石中。在这些叠层石中，含有大量具放射纤维状方解石和柱状方解石的原生晶簇和成岩晶簇，以及各世代的白云石。这些叠层石在查蒂斯甘盆地的第3、第4和第5沉积旋回中极为发育。

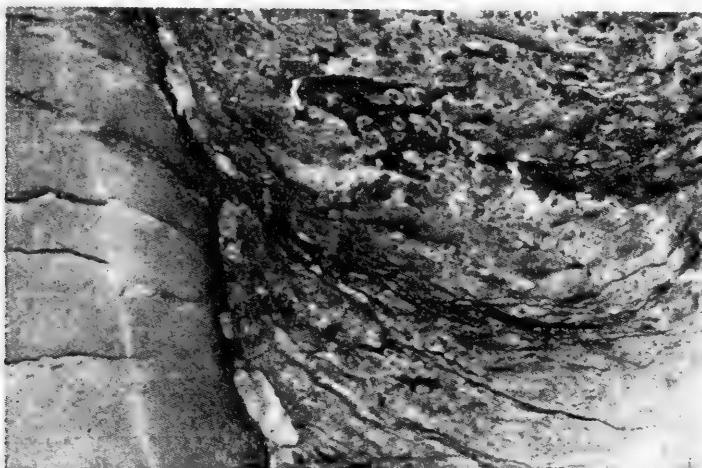


插图3 利拉加尔叠层显微照相。注意复杂的内部构造，叠层石与围岩的接触界明显。 $\times 50$ 。

4. 地球化学研究

这种生物沉积构造的HCl可溶部分用原子吸收光谱法测定了Sr、Mg、Mn、Fe、Ni、Zn、Cu、Cr、Na和K的浓度。锶显示出它的特征性分布：方解石质叠层石的锶含量（200—400 ppm）高于白云质叠层石的锶含量（30—150 ppm）。锶含量随白云石化的增强而减少（插图5）。Richter（1970）在艾菲尔泥盆纪礁中也观察到类似的趋向。低的锶浓度（低于400 ppm）一般指示在开放系统进行的成岩蚀变。由于成岩作用释放出来的锶都进入海水里去了，所以在查蒂斯甘系的岩石中没有发现锶矿物。果然，在剖面上部的白云岩样品中镁的含量高。萨兰加尔、卡瑞德、利拉加尔和帕塔里-乌马拉亚的生物沉积构造是贫镁的（约0.8%）。在利拉加尔的样品中锰平均含量最高（为1030 ppm），而卡瑞德的样品中锰含量最低（270 ppm），看来是受不溶残余物控制的。铁浓度具有与锰同样形式的变化，也受不溶残余物控制。如染色法所示，在白云石和方解石中Fe部分替代了Mg和Ca。而大规模成岩作用后的变化又使叠层石中铁的含量有所增加，从而不同地层层位中生物沉积构造原生铁的浓度发生了改变。叠层石中不溶残余物部分地控制

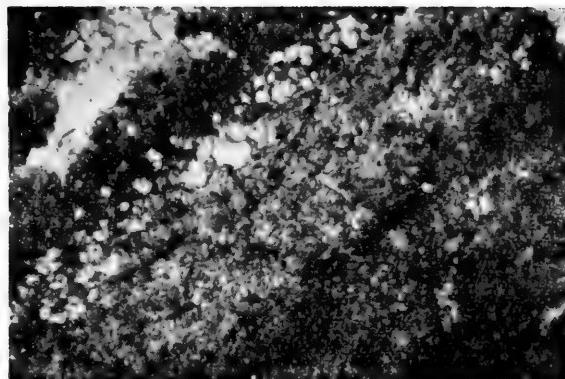


插图 4 希里地区白云质叠层石中的线状“藻丝体”。 $\times 50$ 。

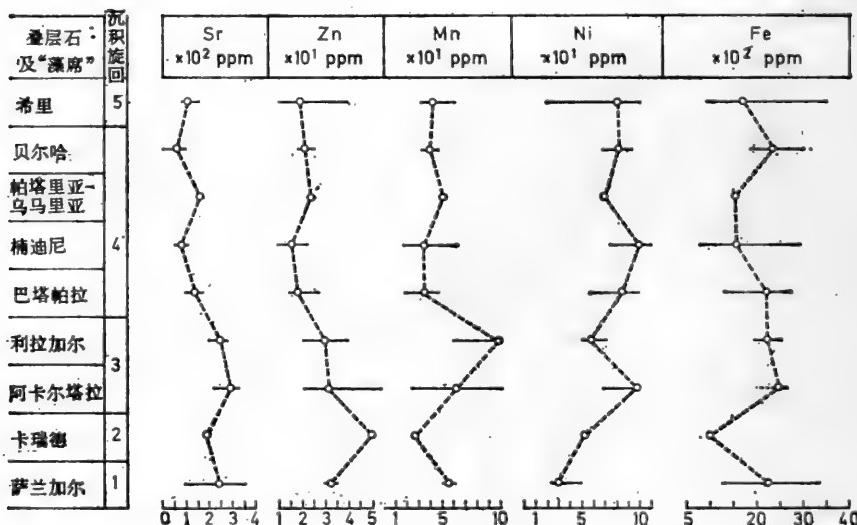


插图5 查蒂斯甘系叠层石中 Sr、Zn、Mn、Ni 和 Fe 的分布

了钠和钾的浓度, Na 和 K 的平均浓度变化范围分别为 400—600 ppm 和 50—250 ppm。

5. 成岩作用

生物沉积构造经历的成岩作用事件包括白云岩化、硅化、胶结作用以及自生矿物的发育。在萨兰加尔和卡瑞德的叠层石中，没有发生白云岩化作用。在另一些样品中，白云石在洞穴中呈薄层状出现(如普通白云石和铁白云石)，或呈内碎屑和伴生小柱石(*stylolites*)出现。根据晶体大小、白云石蚀变边定向，以及其它结构特征，在查蒂斯甘盆地的叠层石中发现了早期和晚期生成的白云岩。晚期成岩的白云石化作用，当伴生有充填晶簇柱状石和形成粗晶不调和斑块时，是明显的(希里、贝尔黑和楠迪尼地区)。早期成岩作用白云岩是受纹层控制的，通常具有微晶体($<20\ \mu$)。在阿卡尔塔拉、利拉加尔、帕塔里亚-乌马拉亚地区，早期成岩白云石化作用特别明显。在巴塔帕拉和希里的一些样品中，可以见到脱白云岩化和钙化作用。

6. 结论

这项研究揭示了查蒂斯甘系不同层位的叠层石在岩石学、矿物学和地球化学特征上的明显差别。萨兰加尔-卡瑞德型叠层石可能是在低能还原环境中形成的。在查蒂斯甘系上部形成拱层的指状柱形构造，可能发育在高能环境中，因为这种叠层石形成大的礁岩（楠迪尼、希里地区）。巴塔帕拉、楠迪尼和希里地区，叠层石中存在的“藻丝体”具有重要意义。按照作者的意见，有关叠层石的矿物、结构和化学方面的定性、定量数据，有助于印度其它富含叠层石的前寒武纪沉积盆地的地层对比。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Davis, G.R.: Algal-laminated sediments, Gladstone Embayment, Shark Bay, Western Australia. In: Carbonate Sedimentation and Environments, Shark Bay, W. Australia. Tulsa 1970, pp. 169–205.
- Dutt, N.V.B.S.: A suggested succession of the Purana Formations of the southern part of Chattisgarh, M.P. Rec. Geol. Surv. India 93, Pt. 2 (1963).
- Logan, B.W., Rezak, R., Ginsburg, R.N.: Classification and environmental significance of algal stromatolites. J. Geol. 72, 68–83 (1964).
- Richter, D.K.: Zur Petrographie und Genese der Dolomite in der Eifel. Diss. Bochum Univ., 1970, 133 pp.
- Schnitzer, W.A.: Das Jungpräkambrium Indiens („Purana-System“). Erlanger Geol. Abh. 85, 44 pp. (1971).
- Srivastava, N.K., Schnitzer, W.A.: Authigenic minerals in the Precambrian sedimentary rocks of the Chattisgarh System (Central India). N. Jb. Mineral. Abh. 126 (2), 221–230 (1976).
- Tyrrell, W.W., Jr.: Criteria useful in interpreting . . . carbonate units. In: Depositional Environments in Carbonate Rocks. Friedman, G.M. (ed.). Spec. Publ. 14, SEPM. Tulsa 1969, pp. 80–97.
- Valdiya, K.S.: Stromatolites of Lesser Himalayan carbonate formations and the Vindhyan. J. Geol. Soc. India 10 (1), 1–25 (1969).

纽芬兰东南康塞普西翁海湾 下寒武统博纳维斯塔组藻类化石*

[纽芬兰] A.-ST. 埃德霍恩 M. M. 安德森

1. 引言

纽芬兰东南部有一些分散的下寒武统岩层露头。这里论述的露头出露在康塞普西翁 (Conception) 海湾西南岸(阿瓦尤半岛北岸), 即博孔小海湾 (Bocon Cove) 沿岸和科利尔 (Colliers) 海湾西南端的内陆, 它们属于博纳维斯塔 (Bonavista) 组, 在区域上此组是下寒武统三个组中的最下部一个组。这个组的典型剖面在博纳维斯塔图区的史密斯海峡西北岸, 本组在这里的厚度估计为 195 米 (Hutchinson, 1962)。可是, 在康塞普西翁海湾, 博纳维斯塔组的沉积厚度却小得多, 约 15 米(由于局部掩盖, 难以精确估计), 本组在这里出露的地层可能仅相当于典型地区剖面的上部地层。

胶须藻科 *Rivulariaceae* 和灌木藻科 *Epiphytaceae* 的蓝藻和红藻化石, 还有 *Girvanella* 属的蓝藻化石, 分别在上述两地区的砾岩层、长石层及灰岩中发现。最初, 这些藻类占据了寒武纪早期(即砾岩形成时期)海侵所覆盖的上前寒武系侵蚀表面上的小块地区、洼地和凹凸不平处, 由于它们捕获了粘结泥砂和钙化作用, 使其粘固在侵蚀表面上, 因此, 在卵石和中等砾石之间逐步形成叠层石。

在覆盖于砾岩之上的不厚的沉积物中间, 人们发现藻类植物群在连续的较高层位上发生多次变化, 而且常常是突然的变化。这说明, 一种或多种藻类在不同时期内短时期或长时期在海底占统治地位。藻类植物群的这些变化似乎是对于沉积期间周围环境时常发生微弱变化的一种反应。在接着沉积的灰岩中(在科利尔海湾西南端可能没有沉积或未曾出露)只发现一种名为 *Girvanella* 的藻类, 表示在灰岩形成期间周围环境是稳定的。

2. 地质背景

Walcott (1888, 1900), Howell (1925), Hutchinson (1956, 1962) 和 Fletcher (1972) 等对纽芬兰东南下寒武统地层曾作过重要描述。由 Hutchinson (1962) 重新确定, 将此套地层分为三个组, 自下而上依次为博纳维斯塔组, 史密斯角组和布赖古斯 (Brigus) 组。

这里要讨论的唯一属下寒武统的博纳维斯塔组是 Van Ingen (1914) 命名的, 但他没有指明该组的典型剖面。不久前 Hutchinson (1962) 把该组的典型剖面选择在博纳

* 原题 “Algal Remains in the Lower Cambrian Bonavista Formation, Conception Bay, Southeastern Newfoundland”, 作者 A.-St. Edhorn 和 M. M. Anderson.

维斯塔图区的史密斯海峡西北岸，他认为当 Van Ingen 给本组命名时曾对该区进行了调查。Hutchinson (1962) 估计典型剖面厚 195 米，出露 135 米，底部可能有 60 米掩盖。Hutchinson 把掩盖层下约 15 米的露头排除在典型剖面之外，但是 Jenness (1963) 则把这套地层看作是博纳维斯塔组的最下部。

出露在康塞普西翁海湾西南博孔小海湾的博纳维斯塔组下部，由厚度不等的钙质长石砂岩覆盖的底砾岩组成，长石砂岩之上是由暗红色粉砂岩薄层隔开的淡红至局部红色叠层石灰岩。这种砾岩以钙质长石为基质，含有来源于当地沉积岩及火山岩的卵石和中砾，呈棱角状至球状。在若干地方，它包含下伏康塞普西翁群(属晚前寒武纪)粉砂岩的巨砾。灰岩之下的碎屑岩段，厚度变化迅速，在一些地区缺失，在下伏陡倾的康塞普西翁群粉砂岩凹陷处，厚约 1 米 (McCartney, 1967)。

在砾岩上发现原地的叠层石，它们也出现在上覆长石砂岩的钙质夹层中。在这些夹层中，石灰质的叠层石从红色变为淡绿色，呈层状至圆柱状。后者高几厘米，直径约 1 厘米。圆柱状叠层石排列紧密或侧向联接，偶然出现分叉。

在博孔小海湾基准剖面的顶部，一套红色泥岩覆盖在红色至粉红色含叠层石的灰岩之上。泥岩出露厚度约 5 米，由于上部被更新世冰河沉积物掩盖，泥岩总厚度难以确定。

在博纳维斯塔组的底部发现藻类化石的另一个地区，是在科利尔海湾西南端(康塞普西翁海湾的一部分)康塞普西翁海湾公路的北侧(北纬 $47^{\circ} 27' 24''$ ，西经 $53^{\circ} 14'$)。这里下寒武统不整合覆盖在晚前寒武纪的安山岩之上。此处不引人注意的小露头，原来只有几平方米，而且在加宽公路时又遭受到不少破坏。出露的地层厚约 40 厘米，具有厚度以毫米或厘米计的单独的层。开始为底砾岩，它由具棱角到滚圆度良好的砂、砂粒和细砾(主要为石英和安山岩碎屑)与钙泥质基质组成。砾岩之上为暗紫红色叠层石灰岩，其中夹有薄的粉红色灰岩或紫红色钙质长石砂岩层。这些叠层石基本上是层状的(达 1 或 2 厘米厚)，具平坦的至波状的单层。

3. 博纳维斯塔组的藻类化石和叠层石

笔者研究了博孔小海湾和科利尔海湾西南端的含叠层石层的薄片，并证实在这些藻化石层中存在胶须藻科 *Rivulariaceae* 和灌木藻科 *Epiphytaceae* 及 *Girvanella* 属的藻类。博纳维斯塔组以往没有报道过藻类化石。

在所研究的材料中，发现胶须藻科的三个新种；一个隶属于 *Primorivularia* Edhorn 1974 属，另外两个种各归于一个新属。胶须藻群体显示的不同生长方式，生殖器官的存在或缺失，都是这些属的主要分类特征。新属、种的描述(图版 1，图 1—4) 在写作中，将另行发表。

胶须藻科主要限于层状叠层石，同时由这些蓝藻形成层状叠层石，这一点从它们的微构造看得很清楚。

灌木藻科可能至少出现两个种，没有归类，但因为它们参与形成圆柱叠层石，故在这里对它们进行了报道。除了在保存好的材料中才能观察到用来辨别 *Epiphyton* 属、不同种的几个特征外，迄今描述的 80 多个种的大多数彼此都是很相似的。因而，在确定博纳维斯塔组中存在的种数，以及它们是否隶属于已经命名的种之前，必须对同时代地层

中许多个体进行比较。此外，对如同博纳维斯塔组的许多具厚铁质壳层的藻类的定名必须谨慎，因为在别处已发现，胶须藻的群体互相叠覆近于连续生长，当藻类被复铁质壳层时，这样的一串单个群体不仅在形态上而且在大小上都会误认为与 *Epiphyton* 相象。胶须藻群体直径通常为 50—100 微米；单个丝体宽 1—1.5 微米。

Epiphyton 属不限于寒武纪。Harlan Johnson 1966 年指出 “*Epiphyton* 是最常见的分布最广泛的寒武纪藻类属之一。”现在知道这个属比那个时候所了解的分布更为广泛。尽管如此，纽芬兰东南部博纳维斯塔组中 *Epiphyton* 属的发现，在关于它繁盛于早寒武世的许多记载中又增加了一个地区。

1886 年，Bornemann 首次对 *Epiphyton* 属进行了描述，他尝试性地把它归属于管藻目 Siphonales。从那时以后，对于 *Epiphyton* 的分类位置出现了许多不同的见解。Johnson (1966, 16 页) 回顾了 1961 年以前有关这方面的意见：“Chapman (1918)、Priestly 和 David (1910) 都认定它与 *Solenopora* 属关系密切，Gordon (1921) 则认为它是与 *Ortonella* 密切相关的一种绿藻，而 Pia (1927) 却认为应把它归到蓝藻门 Cyanophycophyta。几位苏联学者赞同 Pia 的意见 (Krasnopalova, 1937)。Maslov 后期 (1956) 试把此属置于绿藻的松藻科 Codiaceae。因为 Korde 发现了微构造，她 (1955 和 1958—1959) 把 *Epiphyton* 置于真红藻纲 Floridae 中，建立了包含 *Epiphyton* 和 *Chabkoviella* 属的一个灌木藻科 Epiphytaceae”。实际上，Korde 认为 *Epiphyton* 是红藻类的时间比 Johnson 所指出的时间还要早两年 (Korde, 1959, 1961)。1961 年以后 Maslov (1963) 把 *Epiphyton* 属归于分类位置不确定的藻类，Chuvashov (1965) 把它包含在 Pia (1927) 的多孔层藻 (Porostromata) 里。Riding 和 Toomey (1972) 认为该属可能与珊瑚藻科 Corallinaceae 的红藻有关，然而他并未见到珊瑚藻的特征，即分节的地方或节头处没有钙化的现象。其实，Korde 正是把缺少分节作为主要理由之一，将此属归于红藻的一个独立的科而不归于珊瑚藻科。在获得令人信服的证据以前，作者接受 Korde 将 *Epiphyton* 置于灌木藻科 Epiphytaceae 的意见。

在康塞普西翁海湾西南，博纳维斯塔组的一些层位广泛分布着 *Girvanella*，而以灰岩中尤多。Nicholson 和 Etheridge (1878) 首次描述了这种藻类，认为它是一种有孔虫；他们的原始属征描述如下：“具砂质或钙质(?)壁的微细的管，弯曲或扭曲，切面圆形，形成稀疏叠积的团块。管体貌似简单的圆筒，侧部没有穿孔，缺少内隔板或者类似的其它结构”。这种现知为钙质的管状微体化石，后来被认为是海绵、绿藻和蓝藻 (详见 Riding, 1975)。Bornemann (1886) 第一次提出 *Girvanella* 属与蓝藻有亲缘关系，虽然他在 *Siphonema* 属名下描述它。这样，后一名称就成了一个同义名 (Hinde, 1887)。Bornemann (1886) 及晚得多的 Frémy 和 Dangeard (1935) 把 *Girvanella* 属与现代蓝藻比较，然而最近 Lauritzen 和 Worsley (1974) 提出它代表颤藻科 Oscillatoriaceae 的分子。可是，在这些管体内部迄今为止只发现藻丝体的痕迹 (Johnson, 1942; Wood, 1957)，这些管体现在通常认为是钙化鞘，而不是藻丝的钙化壁 (Pollock, 1918; Seward, 1931; Klement 和 Toomey, 1967; Riding, 1972, 1975)。目前所知，钙化的鞘在蓝藻几个科的分子中都有出现 (Riding, 1975)，故现在还不能把 *Girvanella* 属归到蓝藻门的某一个特定的科内。此外，从不同种的钙化管壁直径和厚度的变动范围以

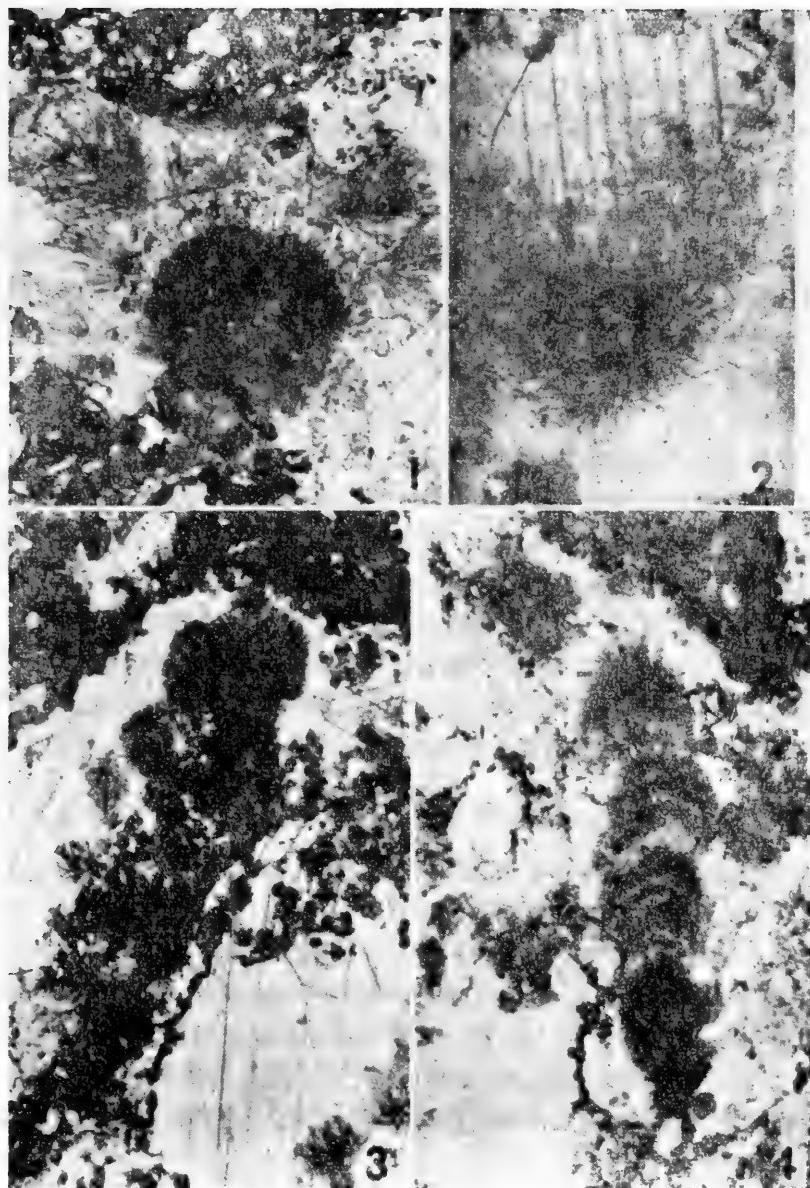


图 版 I

图 1 隶属于 *Primorivularia* 属的胶须藻群体与正在发育的幼小的群体, $\times 85$ 。

图 2 簇状生长的胶须藻, $\times 125$ 。

图 3 具孢子群系的胶须藻半球形群体, $\times 58$ 。

图 4 形成“微小叠层石”的胶须藻带状群体, $\times 160$ 。

及生长习性的变化，表示 *Girvanella* 属代表许多不同丝状体的藻类，相互不一定具有密切的亲缘关系。然而，在缺少可以鉴定的丝状体的情况下，这些形态仅能当作一些种看待。种的区分是根据它们管的直径、管壁厚度，当存在分叉时还可根据分叉类型及次数和一般的生长方式来确定（Johnson, 1966）。在科利尔海湾西南端和博孔小海湾的博纳维斯塔组底部层中，至少存在 *Girvanella* 属的两个种。

Ahr (1971) 报道了得克萨斯州中部上寒武统威尔伯斯 (Wilberns) 组的叠层石，这些叠层石主要由 *Girvanella* 构成。在博纳维斯塔组的研究材料中没有发现 *Girvanella* 形成叠层石的证据，虽然它的确出现在科利尔海湾西南端的层状叠层石中间的薄层中。这些薄层显然是夹层，它们的存在表明生存环境的短期变化，使 *Girvanella* 能够在形成叠层石的藻类表面上生长。可是，在另外一些场合下，当环境变化延续较长时，由 *Girvanella* 形成的薄层厚可达 1 至几厘米。*Girvanella* 产生带有特殊粉红色的薄层灰岩，从而说明它是造岩生物。它也间或充当形成叠层石藻类的一个基础层。

博纳维斯塔组地层，在 *Girvanella* 出现的地方通常缺少形成叠层石的藻类或其它藻类；而形成叠层石的藻类或其它藻类出现的地方通常又缺少 *Girvanella*。因而，在它们互相接替的地方藻类植物群有一个突然的变化，这个变化表示有利于 *Girvanella* 生长的环境对其它藻类是有害的，或者其它藻类虽然能适应这种变化的条件，但没有能力与 *Girvanella* 的生长相竞争。

薄层 *Girvanella* 灰岩广泛分布于纽芬兰东南的博纳维斯塔组。这种灰岩开始发育于早寒武世早期，而不是象 Johnson (1966) 所认为的发育于中寒武世。这是很明显的。Hadding (1959) 在果特兰志留系的研究中，区分出构成致密灰岩的球状的 *Girvanella* 和席状的 *Girvanella*。博纳维斯塔组仅与席状的 *Girvanella* 有关。

4. 藻类生长与叠层石构造的相互关系

在生长和分解的不同阶段对胶须藻群体进行详细研究，揭示了藻类的生长模式和由藻类形成的叠层石微构造之间的关系。有一些胶须藻群体说明形成叠层石的开始过程、群体致密程度、环带、钙化作用、分解、岩屑的粘结和捕获以及凝固成层等(图版 II, 图 1, 2)。这种叠层石的纹层密集、凸至平坦、由近等宽 (6—7 微米) 的亮带和暗带交替组成，但有时受藻类沉积或分解变化的干扰。存在着半球形的斑块或垂直穿过纹层相分隔的微柱体，因为它们具有较深的轮廓(图版 II, 图 3)，这可能代表独特的胶须藻群体的分带现象。在所研究的岩层中，胶须藻的三个种也许都参与了叠层石的形成，但当前还不能决定它们是否都起了同样大的作用。

根据对这些叠层石所作的观察，再考虑到藻类“正常”生长和未受干扰的沉积作用，我们能够推测叠层石的微构造是怎样建成的。如上所述，由胶须藻形成的叠层石具有比较平坦的纹层到波状纹层的层状叠层石，继承性很好。叠层石的上表面为皱纹状或乳头状。

Monty (1967) 描述了巴哈马群岛安德罗斯岛东岸潮间带环境的现代藻席，这些藻席是由 *Rivularia biasoletiana* 和 *Dicothrix bornetiana* 形成的；其中 *D. bornetiana* 组成的藻席是平坦的(厚度可达 1 厘米) 或呈乳头状构造以及高 1—2 厘米的小的圆形头状物。由上述两个种构成的藻席位于海底基岩上，或位于原先由 *Schizothrix calcico-*

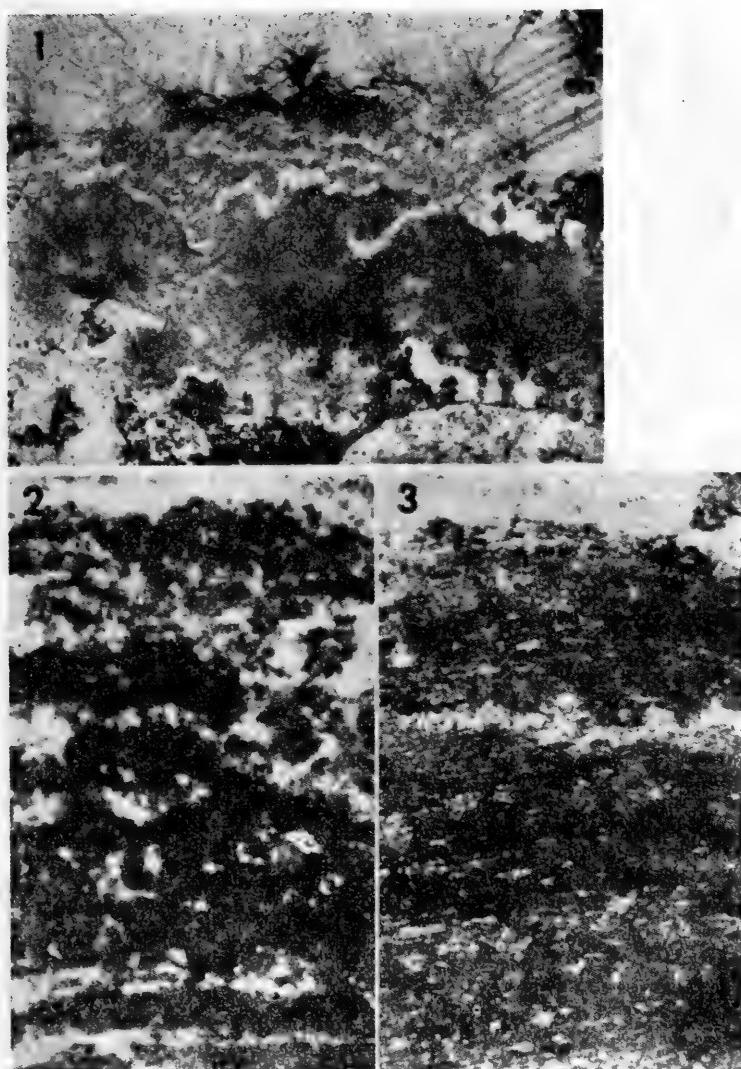


图 版 II

图 1 辐射状的胶须藻半球形群体, $\times 90$ 。

图 2 由胶须藻群体组成的叠层石纹层, $\times 210$ 。

图 3 由胶须藻群体形成的坚实致密的纹层, 注意不明显的微柱体轮廓, $\times 145$ 。

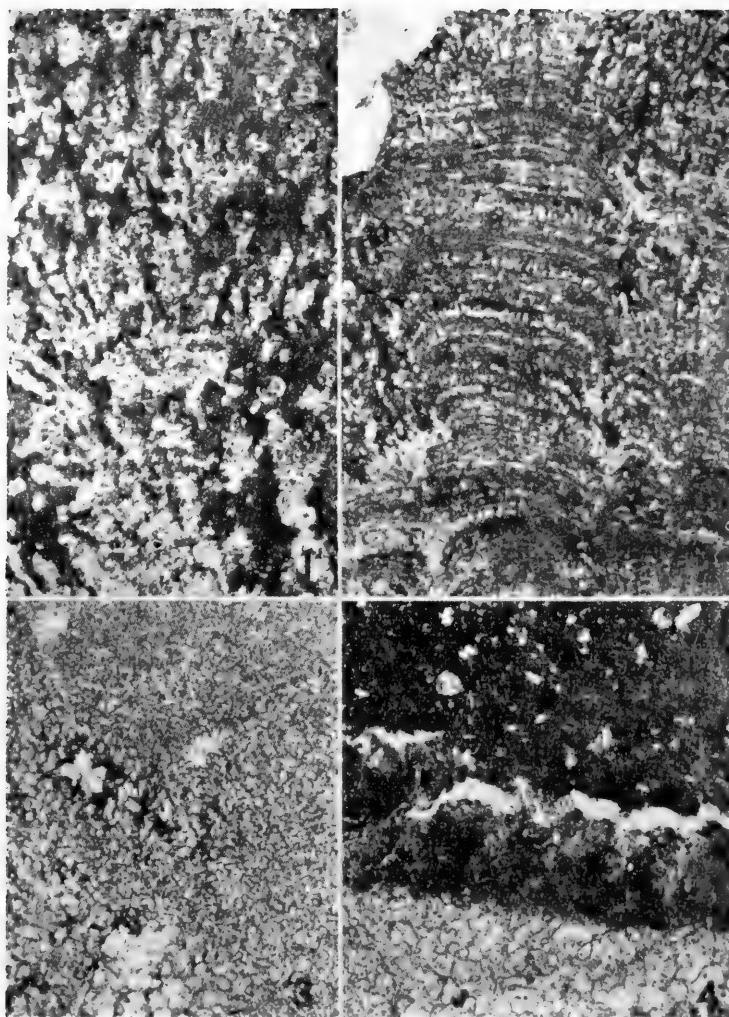


图 版 III

- 图 1 持续生长的分叉的 *Epiphyton*, $\times 140$ 。
图 2 由 *Epiphyton* 构筑成的一种叠层石的纹层, $\times 33$ 。
图 3 *Girvanella* 藻席, $\times 33$ 。
图 4 作为叠层石发育基础层的 *Girvanella* 藻席, $\times 90$ 。

la 形成的藻席上。从它们对应的化石也位于岩石的表面或 *Girvanella* 及其它藻席之上的特征来看，这两个种的习性和与其对应的化石种相似。安德罗斯岛的这些胶须藻的种不象博纳维斯塔组发现的那些化石，前者不是叠层石的建造者，因为它们所形成的藻席是不具纹层的。

由于重复分叉而生长繁盛的 *Epiphyton* 属的一个种，在巴孔小海湾的博纳维斯塔组底部的几个层位形成叠层石。保存完好分叉的 *Epiphyton* 原植体较小，高为 100 到 140 微米，宽为 20 到 40 微米，在连接的圆柱体中组成纹层，由于大量分叉，有时形成掌状(图版 III, 图 1)。分离的纹层呈波状、边缘褶皱状。它们是拱形的，呈直立堆叠，由于 *Epiphyton* 的连续生长，给人产生具有竖向条纹的印象。纹层厚 25—50 微米，厚度的变化取决于原植体经胶结作用的保存程度和受压实作用以后的残存情况。*Epiphyton* 的原植体在图版 III, 图 2 所示的圆柱状叠层石中很易于辨认，同时在柱体间的空隙处也能辨认出来。

前面所研究的叠层石的微构造是受构筑它们的藻类控制的。叠层石总的构造看来在某种程度上也是受生物控制的，但在详细研究整个纽芬兰东南其它下寒武统出露的大量同类叠层石之前，还不能进一步肯定这一看法。正如 Larsson (1973) 所指出的，在企图完全根据叠层石的总构造进行分类之前，对叠层石的纹层形态仔细研究显然是很重要的。如果这一工作没有进行，则如 Walter 等 (1973)、Serbryakov 和 Semikhatov (1974) 及其它学者，尤其是苏联学者所强调的生物作用对叠层石形态产生的影响可能被忽视。

5. 结论

在纽芬兰东南的康塞普西翁海湾西南博纳维斯塔组底部层中，胶须藻和灌木藻类分别与层状和圆柱状叠层石的形成有关。在这些叠层石中，纹层的微构造反映出建造这些纹层的藻类的生长方式。叠层石的总构造在某种程度上似乎也受有关藻类活动的控制，虽然这种影响还有待进一步证实。

Girvanella 是早寒武世早期产生薄层致密灰岩的造岩生物。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Ahr, W.M.: Paleoenvironment, algal structures, and fossil algae in the Upper Cambrian of Central Texas. *J. Sed. Petrol.* **41**, 205–216 (1971).
- Bornemann, J.G.: Die Versteinerungen des Cambrischen Schichtensystems der Insel Sardinien nebst vergleichenden Untersuchungen über analoge Vorkommnisse aus andern Ländern. Erste Abt. Ksl. Leop.-Carol. Deut. Akad. Naturforsch. **51**, 1–147 (1886).
- Chapman, F.: Report on the British Antarctic Expedition. *Geology* **2**, pt. 4, 81–83 (1918).
- Chuvashov, B.I.: Foraminifera and algae from the Upper Devonian deposits of the western slope of the central and southern Urals (in Russian). *Akad. Nauk SSSR, Uralsk. Fil., Sverdlovsk, Inst. Geol. Trud.* **74**, 3–153 (1965).
- Edhorn, Anna-Stina: Further investigations of fossils from the Animikie, Thunder Bay, Ontario. *Proc. Geol. Assoc. Can.* **25**, 37–66 (1973).
- Fletcher, T.P.: Geology and Lower to Middle Cambrian Trilobite Faunas of the Southwest Avalon, Newfoundland. Ph. D thesis Univ. Cambridge 530 pp. (1972).
- Frémy, P., Dangeard, L.: Sur la position systématique des Girvanelles. *Bull. Soc. Linn. Normandie* **8**, 101–111 (1935).
- Gordon, W.T.: Scottish National Antarctic Expedition 1902–1904. Cambrian organic remains from a dredging in the Weddell Sea. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* **52**, 681–714 (1921).
- Hadding, A.: Silurian algal limestones of Gotland. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2*, Bd. 56, No. 7, 26 pp. (1959).
- Hinde, G.J.: Review of Dr. J.G. Bornemann (1886). — The fossils of the Cambrian strata of Sardinia. *Geol. Mag.* **34**, 226–229 (1887).
- Howell, B.F.: The Faunas of the Cambrian Paradoxides beds at Manuels, Newfoundland. *Bull. Am. Pal.* **11**, No. 43, 1–140 (1925).
- Hutchinson, R.D.: Cambrian stratigraphy, correlation, and paleogeography of eastern Canada. 20th Intern. Geol. Congr. Symp.: El sistema Cámbrico su paleogeografía y el problema de su base, Pt. II, 289–311 (1956).
- Hutchinson, R.D.: Cambrian stratigraphy and trilobite faunas of southeastern Newfoundland. *Geol. Surv. Can. Bull.* **88**, 156 pp. (1962).
- Jenness, S.E.: Terra Nova and Bonavista map-areas, Newfoundland. *Geol. Surv. Can., Mem.* **327**, 184 pp. (1963).
- Johnson, J.H.: Permian Lime-secreting algae from the Guadalupe Mountains, New Mexico. *Bull. Geol. Soc. Am.* **53**, 195–226 (1942).
- Johnson, J.H.: A review of the Cambrian algae. *Colorado School Mines Quart.* **61**, No. 1 162 pp. (1966).
- Johnson, H.M.: Silurian *Girvanella* from the Welsh Borderland. *Palaeontology* **9**, 48–63 (1966).
- Klement, K.W., Toomey, D.F.: Role of the blue-green alga *Girvanella* in skeletal grain destruction and lime-mud formation in the Lower Ordovician of west Texas. *J. Sedimentol. Petrol.* **37**, 1045–1051 (1967).
- Korde, K.B.: Manual on collecting and study of fossil algae. M.-L. Publishing House Akad. Nauk SSSR 1–26 (1953).
- Korde, K.B.: Algae from Cambrian deposits of the rivers Lena, Botoma and Amga (in Russian). *Akad. Nauk SSSR, Inst. Paleontol. Trud.* **56**, 79–91 (1955).
- Korde, K.B.: New genera of the fossil Cyanophyta (in Russian). *Paleontol. Inst. Acad. Sci. USSR, Pt. II*, 113–117 (1958).
- Korde, K.B.: The morphology and systematic position of representatives of the genus *Epiphyton* (in Russian). *Akad. Nauk SSSR, Dokl.* **126**, 1087–1089 (1959).
- Korde, K.B.: Cambrian algae from the southeastern part of the Siberian Platform (in Russian). *Akad. Nauk SSSR, Inst. Paleontol. Trud.* **89**, 1–147 (1961).
- Krasnopeeva, P.S.: Algae and Archaeocyathinae of the oldest formation in the Potkheen district in Khakassia (in Russian). *West-Siberian Geol. Trust, Rec. Geol. Krasnojarsky Region 3*, 51 pp. (1937).
- Larsson, K.: The lower Viruan in the autochthonous Ordovician sequence of Jämtland. *Sveriges Geol. Unders. Ser. C.*, No. 683, 82 pp. (1973).
- Lauritzen, Ø., Worsley, D.: Algae as depth indicators in the Silurian of the Oslo region. *Lethaia* **7**, 157–161 (1974).

- Maslov, V.P.: Fossil algae of the USSR. (in Russian). Trudy Inst. Geol. Nauk. SSSR No. 160, 301 pp. (1956).
- Maslov, V.P.: In: Fundamentals of Paleontology: Algae, Bryopisida, Psilopsida, Lycopisida, Arthropsida, Pteropsida (in Russian). Orlov, Yu A. (ed.). Akad. Nauk SSSR Moscow 1963, 261 pp.
- McCartney, W.D.: Whitbourne map-area, Newfoundland. Geol. Surv. Can. Mem. 341, 135 pp. (1967).
- Monty, C.L.V.: Distribution and structure of Recent stromatolitic algal mats, eastern Andros Island, Bahamas. Ann. Soc. Geol. Belg. 90, 55–100 (1967).
- Nicholson, H.A., Etheridge, R.: A Monograph of the Silurian Fossils of the Girvan District in Ayrshire. I, fasc. 1. Edinburgh–London: Blackwood 1878, 135 pp.
- Pia, J.: Thallophyta. In: Handbuch der Palaeobotanik, Band 1: Thallophyta, Bryophyta, Pteridophyta. Hirmer, M. (ed.). München–Berlin: R. Oldenbourg 1927, p. 31–136.
- Pollock, J.B.: Blue-green algae as agents in the deposition of marl in Michigan lakes. Ann. Rep. Michigan Acad. Sci. 20, 247–260 (1918).
- Priestley, R.E., David, T.W.E.: Geological notes of the British Antarctic Expedition 1907–1908. Congr. Geol. Intern. 11th, C. R. 767–811 (1910).
- Riding, R.: Calcareous algae and some associated microfossils from Ancient Wall reef complex (Upper Devonian), Alberta. (Abs.). Am. Assoc. Petrol. Geol., Bull. 56, 648 (1972).
- Riding, R.: *Girvanella* and other algae as depth indicators. Lethaia 8, 173–179 (1975).
- Riding, R., Toomey, D.F.: The sedimentological role of Renalcis and Epiphyton in Lower Ordovician mounds, southern Oklahoma. J. Paleontol. 46, 509–519 (1972).
- Serebryakov, S.N., Semikhatalov, M.A.: Riphean and Recent Stromatolites: a comparison. Am. J. Sci. 274, 556–574 (1974).
- Seward, A.C.: Plant life through the Ages, a Geological and Botanical Retrospect. Cambridge Univ. Press. 1931, 601 pp.
- van Ingen, G.: Table of Geological Formations of the Cambrian and Ordovician Systems about Conception and Trinity Bays, Newfoundland. Princeton Univ. Contr. Geol. Newfoundland No. 4 (1914).
- Walcott, C.D.: The stratigraphical succession of the Cambrian faunas in North America. Nature (Lond.) 38, 551 (1888).
- Walcott, C.D.: Lower Cambrian terrane in the Atlantic Province. Proc. Wash. Acad. Sci. 1, 301–339 (1900).
- Walter, M.R., Golubić, S., Preiss, W.V.: Recent stromatolites from hydromagnesite and aragonite depositing lakes near the Coorong Lagoon, S. Australia. J. Sedimentol. Petrol. 43, No. 4, 1021–1030 (1973).
- Wood, A.: The Type-Species of the Genus *Girvanella* (Calcareous Algae). Palaeontology 1, 22–28 (1957).

波兰蔡希斯坦灰岩(上二叠统)中的叠层石*

[波] T. M. 佩里特 T. S. 皮特考斯

1. 引言

人们在福雷-苏台德 (Fore-Sudetic) 地区和韦巴上升区蔡希斯坦灰岩 (上二叠统) 的上部, 韦拉 (Werra) 旋回蒸发岩之下的碳酸盐岩段发现了叠层石(插图 1)。根据古地理和相的分析, 叠层石既出现在近岸处, 又出现在海盆区; 根据化石组分及有关沉积构造判断, 既出现在潮上带和潮间带, 又出现在潮下带。本文的目的是对产于上述不同环境下的叠层石进行比较。

2. 潮下带叠层石

(1) 分布

波兰北部发现了广泛分布的潮下带叠层石, 一共有两层, 在一万五千多平方公里的

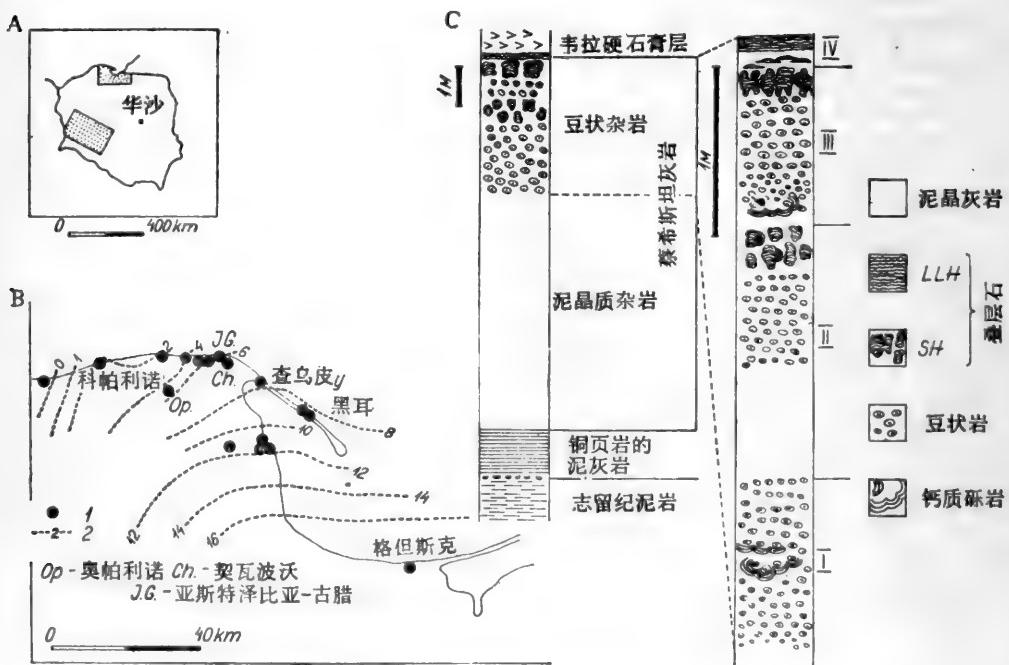


插图 1A—C 研究区的位置 (A、B) 和波兰北部蔡希斯坦灰岩的纵剖面图 (C)。

1. 所研究的钻孔; 2. 潮下带上海部叠层石层的柱叠层石高度。

* 原题 “Stromatolites from the Zechstein Limestone (Upper Permian) of Poland”, 作者 T. M. Peryt 和 T. S. Piatkowsky。

范围内都可以见到(插图 1)。下层厚 5 至 25 厘米, 上层厚 2 至 20 厘米(插图 1B)。下部叠层石层小而不规则, 高不超过 4 厘米, 宽不超过 3 厘米(插图 2), 它们通常是孤立的, 总是生长在直径有时超过 1 厘米的多层的核形石之上。在上部层出现大的柱叠层石, 高达 17 厘米, 宽达 15 厘米(插图 3,4,5), 但它们向西北方向逐渐变小(插图 1B,5)。柱叠层石在生长中经常在纵切面上和横切面上呈明显不对称(插图 6)。因为在生长期间不对称的方向是变化的, 它们可能与水流变化的方向相一致。很遗憾, 所研究的岩芯是不定向的, 因此, 不可能看出地区性水流模式。柱叠层石生长在核形石之上(插图 5), 在比较大的残骸颗粒上生长较少(插图 4)。在生长初期它们是小的, 然后合并, 形成一个粗

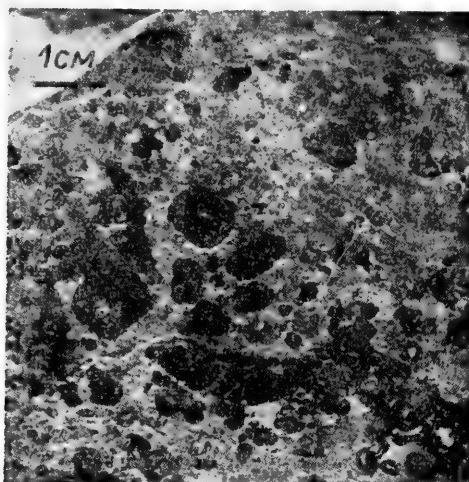


插图 2 潮下带下部叠层石的小而不规则的
叠层石, 黑耳 IG1 号钻孔, 深 1099.2 米。



插图 3 在潮下带上部叠层石层中的柱叠层
石, 黑耳 IG 1 号钻孔, 深 1098.2 米, 薄片。

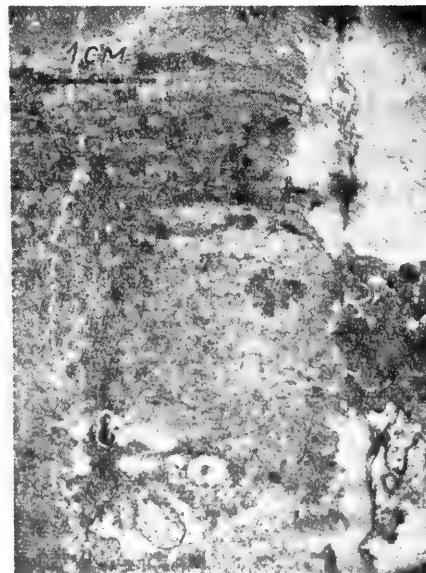


插图 4 在潮下带上部叠层石层中的柱叠层
石, 契瓦波沃 IG 3 号钻孔, 深 951.2 米, 薄片。

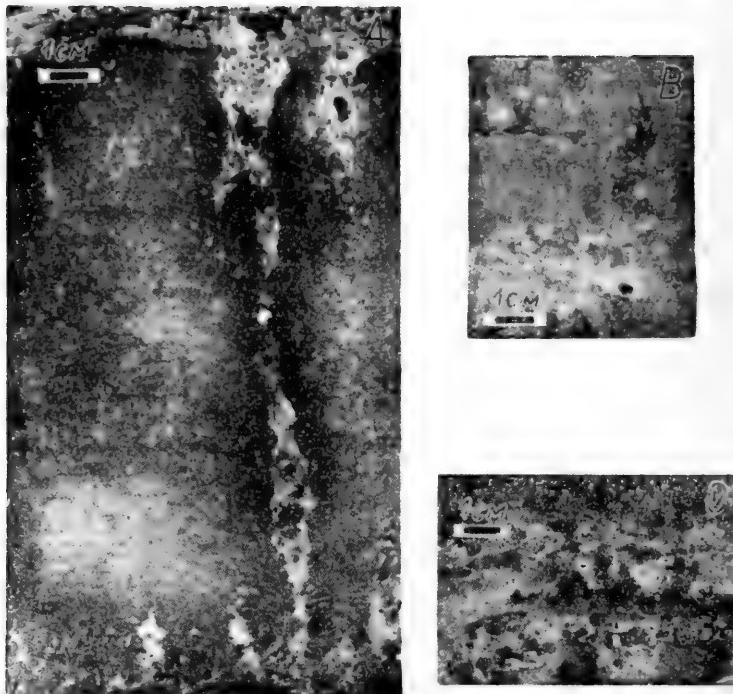


插图 5A—C 在潮下带 上部叠层石层中的叠层石的形态区别。(A) 格且斯克 IG 1 号钻孔, 深 1640.0 米; (B) 科帕利诺 (Kopalino) IG 1A 号钻孔, 深 763.6 米; (C) 奥帕利诺 (Opalino) IG 1 号钻孔, 深 998.0 米。

大的柱体, 继之, 柱体再度分开 (插图 5)。应该强调, 上述的柱叠层石从契瓦波沃 (Chłapowo) 向东也出现在叠层石的下部层, 与小而不规则的叠层石共生。

(2) 微构造

叠层石由碳酸盐物质组成, 通常几乎全为灰岩, 次要成分为沥青质。潮下带的叠层石的纹理十分显著(插图 3, 4), 它由每对厚约 0.15 毫米的亮纹层和暗纹层交替组成。亮纹层平均晶粒大小为 0.035 毫米, 暗纹层平均为 0.015 毫米。几个至十几个纹层构成高 0.5 至 1.5 毫米的小拱层 (插图 7, 8)。附生固着的管状有孔虫和薄层陆源物质将拱层群 (高 0.5 至 5 毫米) 分隔开 (插图 7, 8)。拱层群下部的拱层独自生长, 本身时常长得过大; 上部拱层彼此相连, 因而形成连续的藻类纹层 (插图 3; 请比较叠层石体下部 和 上部)。

在观察的拱层中间, $(h/l)^*$ 的比率从 2 至 1/4, 有时能观察到拱层过渡到连续的纹层。纹层到叠层石构造的边缘卷起(插图 8), 这些连续的纹层呈微弱但很清楚的波状, 在纹层构造边缘, 它们均匀地卷曲, 而最外侧的纹层经常向外生长(插图 8)。

在叠层石的侧面和上部, 可以辨认出侵蚀的痕迹; 固着管状有孔虫的附生和富含泥质的纹层通常可以作为这种侵蚀痕迹的标志(插图 8)。此外, 在叠层石中间还发现溶蚀的痕迹。由溶蚀产生的形态和大小不同的空洞, 被白云质泥晶胶结物和明显不连续的原始

* h 为基本层凸起的高, l 为穹凸的最大半径; ——译者注

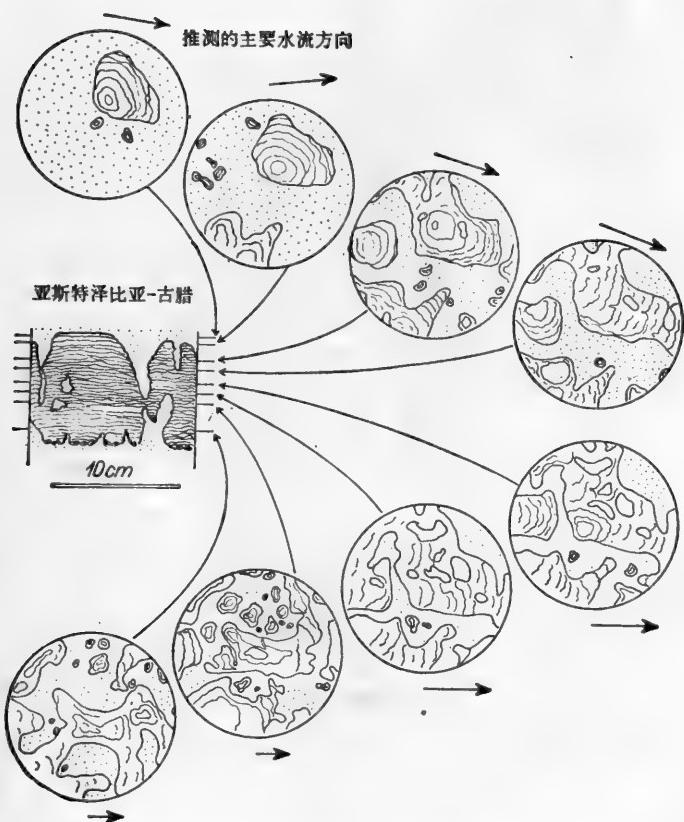


插图 6 在叠层石体生长期间横断面上的变化, 标本采自亚斯
特泽比亚-古腊 (Jastrzebia-Gora) IG 1 号钻孔, 深 912.5 米。

藻类纹理充填。

在柱叠层石中, 不但拱层的 h/l 比率有增大的趋势, 而且固着管状有孔虫附生的数量也显示出一些发展的趋势。在柱叠层石下部形成的拱层, 其 $h/l = 2$ 的拱层, 类似藻饼干, 直径达 5 毫米。固着的有孔虫开始大量出现, 但以后却慢慢减少。与此同时, h/l 比率也减小, 并且在柱叠层石中部出现连续的纹层。柱叠层石的上部主要由连接的藻类纹层组成, 分隔藻类纹层的粘土物质成分逐渐增加。

3. 浅水潮下-潮间带叠层石

在波兰西部的碳酸盐组合上部, 经常出现浅水潮下-潮间带叠层石 (Peryt, 1977), 形成 1 毫米至数十厘米厚的岩层。叠层石层与苔藓虫生物岩和苔藓虫生物泥晶灰岩互层。苔藓虫生长的地方清楚地表示是一种潮下环境。当苔藓虫成为碎屑出现在叠层石体中间时, 叠层石起源于潮间带或潮下带均有可能。苔藓虫碎屑与少量有孔虫、腹足类和海百合碎屑共生, 但通常在叠层石体内部薄层泥晶夹层或生物泥晶夹层中仅有的生物却是单串的固着有孔虫。

浅水潮下-潮间带叠层石通常表现出密集的纹理(插图 9)。在藻类纹层之上和纹层之

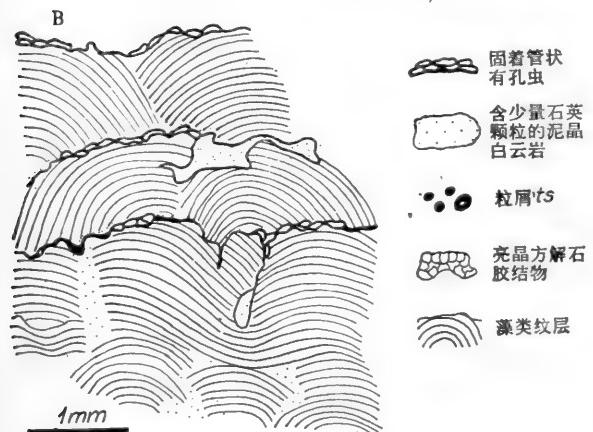


插图 7A, B 叠层石的微构造。(A) 潮下带下部叠层石层的特征; (B) 潮下带上部叠层石层的特征。(A) 标本采自查乌皮 IG 2 号钻孔, 深 975.55 米; (B) 标本采自黑耳 IG 1 号钻孔, 深 1098.2 米。

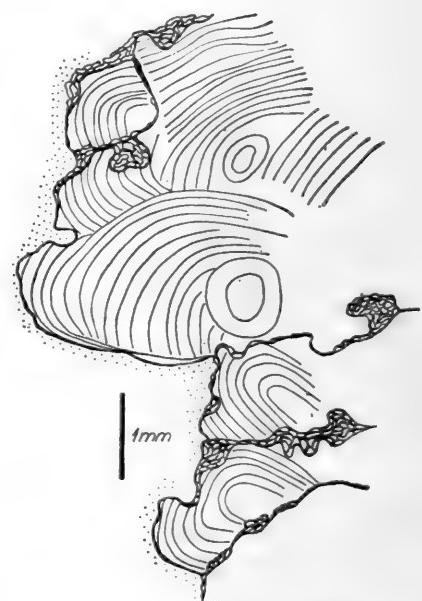


插图 8 柱叠层石侧部微构造, 标本采自黑耳 IG 1 号钻孔, 深 1098.2 米。

中有丰富的固着管状有孔虫是很特征的结构(插图 9)。叠层石形成连续的(轻微起伏的)藻席, 很少有干裂和较明显的波状起伏构造(插图 9)。

4. 潮上带叠层石

波兰西部和北部发现了可与现代波斯湾萨布哈环境出现的叠层石相比较的、分布广泛的潮上带叠层石。它们位于韦拉硬石膏之下, 通常厚 10—20 厘米。波兰西部的潮上带叠层石显然是由两部分构成的: 底部出现具有气泡状构造的白云质藻席, 上部能找到具有硬石膏纹层的硬石膏-白云质藻席 (Peryt, 1977)。也有在潮间带出现的平坦藻席, 它们显然起了固定团粒沉积物的作用(插图 10)。潮上带叠层石独特的特征是致密的和成团粒的两种纹理类型交替。这是一种成岩作用的特征, 而不是原生的特征。

波兰北部成层的潮上带叠层石, 厚 4 至 30 厘米, 由几个明显区别的单层组成; 其中

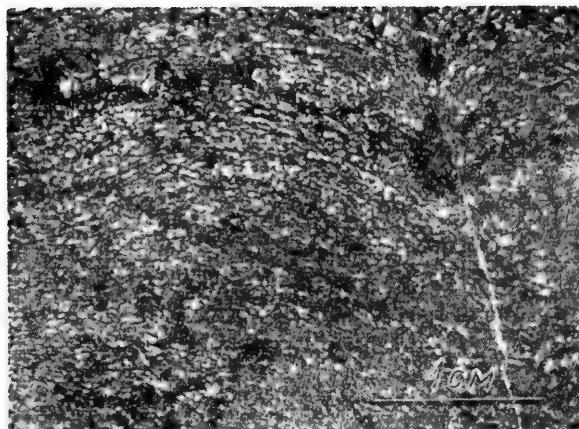


插图 9 含有固着管状有孔虫(黑色部分)的浅水潮下-潮间带叠层石密集纹理。右上角: 可以见到充填了藻类生长物的干裂。
兹米格鲁德 1 号钻孔(福雷-苏台德地区), 深 1408.6 米, 薄片。

一层内有高达 1 厘米, 长达 2 厘米的小型倾斜叠层石(插图 11)。叠层石是方解石质的, 仅出现一种致密型的纹理, 由含沉积物水产生的同期侵蚀, 强烈地控制着这种缓凸拱层的形态(插图 12)。

5. 叠层石层序的环境意义

叠层石形态的发育层序反映变化的水动力条件。因此, 能够利用叠层石再造古环境 (Peryt, 1975; Gunatilaka, 1975)。

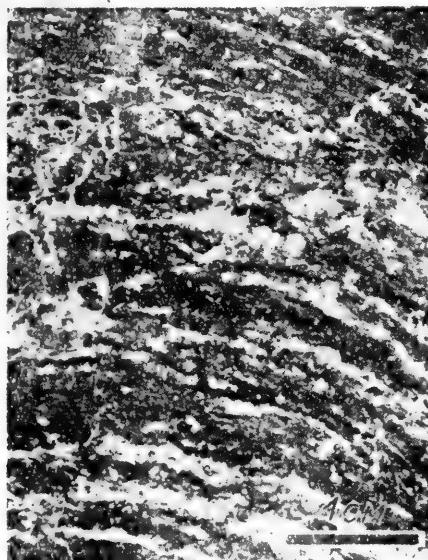


插图 10 潮间带固定团粒物质的平坦藻席,
照片明亮部分主要为填充的硬膏石, 拉齐兹
(Radziadz) 11 号钻孔(福雷-苏台德地区),
深 1600.5 米, 薄片。

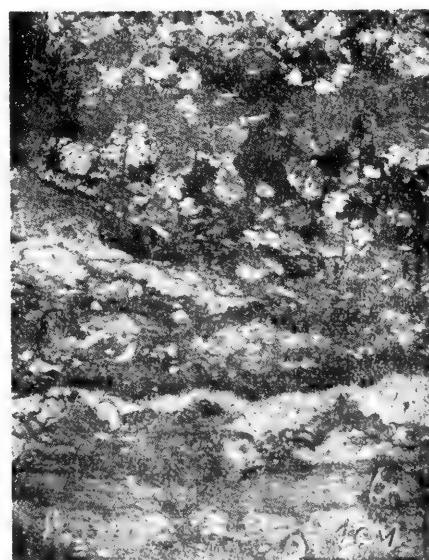


插图 11 潮上带叠层石和共生沉积
物(萨布哈层序的下部), 采自黑耳
IG1 号钻孔, 深 1098.1 米, 薄片。

在波兰西部蔡希斯坦灰岩中，特别是在近岸地区，观察到一种明显的特殊叠层石类型的演替(见 Peryt, 1977)。藻叠层石生长在浅水成因的核形石或苔藓虫生物泥晶灰岩

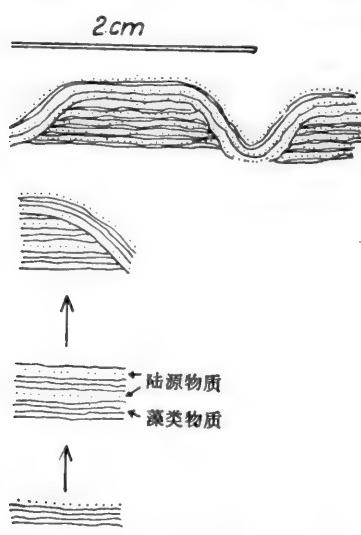


插图 12 图 11 所示的潮上带小型

倾斜叠层石生长过程示意图。

反映周围的环境状况，而叠层石的微构造则反映微生物的变化 (Logan 等, 1964; Gebelein, 1974)。尽管近 20 年来我们对现代叠层石的认识有了很大进展 (Ginsburg, 1960; Logan, 1961; Logan 等, 1964; Monty, 1967, 1972; Gebelein, 1969; Davies, 1970; Gunatilaka, 1975 和其它)，但是人们对控制叠层石形态的因素还知道得很少。就波兰北部的蔡希斯坦灰岩而言，看来水深和流速这两个彼此有关的因素，都是控制环境的重要因素。在格且斯克和黑耳地区，叠层石很发育；潮下带上部叠层石层的叠层

之上，与原地的苔藓虫共生。在这些叠层石之上出现白云质藻席，后者向上又过渡到萨布哈类型的白云质-硬石膏藻席。叠层石主要类型的这种演替似乎反映海水逐渐变浅 (Peryt, 1977)。叠层石微构造出现了几个较小的次一级周期，这反映了海退期间海水深度的轻微波动。

在波兰北部，SH 型柱叠层石开始在核形石之上生长；这种叠层石似乎再次反映海水逐渐变浅，直至暴露水面并钙质层化(见 Peryt 和 Piatkowski, 1976)。引人注意的是，LLH 型叠层石构造从来没有跟在 SH 型构造之后形成，尽管这样一种演替在微构造层序是常见的。蔡希斯坦灰岩剖面的最顶部由潮间带叠层石逐渐过渡到萨布哈类型的潮上带藻席。

现代叠层石的研究表明，其总的形态倾向于

反映周围的环境状况，而叠层石的微构造则反映微生物的变化 (Logan 等, 1964; Gebelein, 1974)。尽管近 20 年来我们对现代叠层石的认识有了很大进展 (Ginsburg, 1960; Logan, 1961; Logan 等, 1964; Monty, 1967, 1972; Gebelein, 1969; Davies, 1970; Gunatilaka, 1975 和其它)，但是人们对控制叠层石形态的因素还知道得很少。就波兰北部的蔡希斯坦灰岩而言，看来水深和流速这两个彼此有关的因素，都是控制环境的重要因素。在格且斯克和黑耳地区，叠层石很发育；潮下带上部叠层石层的叠层

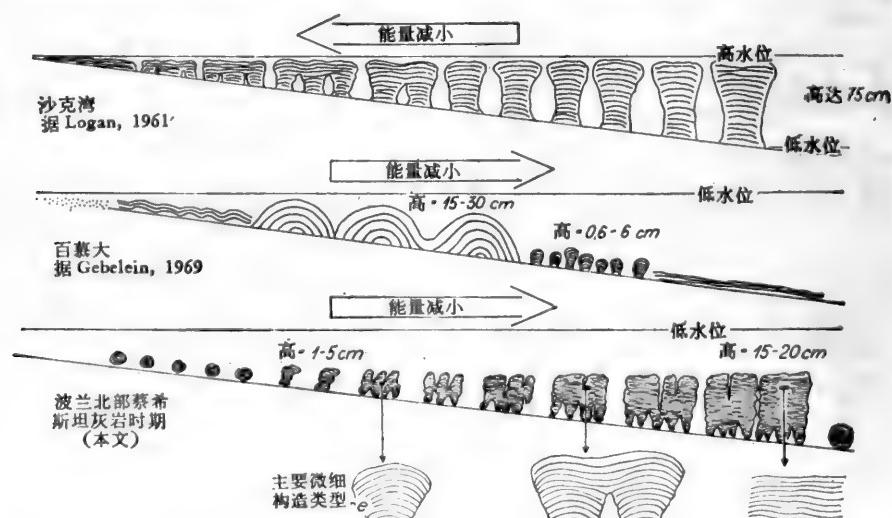


插图 13 沙克湾近代潮间带叠层石形态的横向分带 (据 Logan, 1962)，百慕大近代潮下带叠层石 (据 Gebelein, 1969) 和波兰北部蔡希斯坦灰岩中潮下带叠层石。

石高达 20 厘米，在下部叠层石层的叠层石高达 10 厘米。它们具有窄裂隙状的内区。与此相反，在北西西方向，叠层石减少，分散出现；而科帕利诺西面，叠层石完全消失（参看插图 1B）。在该区西部水较浅的地方，由于水流速度较大，在大量碎屑（主要为石英）注入的环境下仅形成特殊形态的核形石。较快的水流引起叠层石定向生长，并且不对称。在该区东部水较深的地方，对叠层石生长有利，叠层石轴对称性好。

上述情况示于插图 13，并附有沙克湾和百慕大地区的现代模式。有点出乎意料的是，波兰北部蔡希斯坦灰岩中的潮下带叠层石很象沙克湾近代潮间带叠层石的样式，而与百慕大近代潮下带叠层石很不相同，尽管蔡希斯坦叠层石的微构造与百慕大的相似。这个发现表明，仅仅根据叠层石的生长形态来推测古环境是很危险的。

在波兰北部，叠层石微构造的变化与叠层石宏观形态的变化是一致的。这表明，微形态至少在一定程度上也是受环境控制的。Hubbard (1972) 把独特的纹层构造与沉积速度和藻类生长速度相联系。可是，在波兰西部，纹理某些类型的产生却与沉积环境和沉积速度没有关系。由此看来，叠层石的生物学组分很可能是除深度和沉积速度以外的一种环境因素的反映。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Davies, G.R.: Algal-laminated sediments, Gladstone embayment, Shark Bay, Western Australia. Am. Assoc. Petrol. Geol. Memoir 13, 169–205 (1970).
Gebelein, C.D.: Distribution, morphology, and accretion rate of Recent subtidal algal stromatolites, Bermuda. Sediment. Petrol. 39, 49–69 (1969).
Gebelein, C.D.: Biologic control of stromatolite microstructure: implications for Precambrian time stratigraphy. Am. J. Sci. 274, 575–598 (1974).
Ginsburg, R.N.: Ancient analogues of recent stromatolites. Int. Géol. Congress, XXI Session, Norden, Part XXII, 26–35 (1960).
Gunatilaka, A.: Some aspects of the biology and sedimentology of laminated algal mats from Mannar Lagoon, northwest Ceylon. Sediment. Geol. 14, 275–300 (1975).
Hubbard, J.A.E.B.: Stromatolitic fabric: a petrographic model. 24th Intern. Geol. Congr. Sect. 7, 380–396 (1972).
Logan, B.W.: *Cryptozoon* and associated stromatolites from the Recent, Shark Bay, Western Australia. J. Geol. 69, 517–533 (1961).
Logan, B.W., Rezak, R., Ginsburg, R.N.: Classification and environmental significance of algal stromatolites. J. Geol. 72, 68–83 (1964).
Monty, C.L.V.: Distribution and structure of recent stromatolitic algal mats, Eastern Andros Island, Bahama. Ann. Soc. Geol. Belgique 90, 55–100 (1967).
Monty, C.L.V.: Recent algal stromatolitic deposits, Andros Island, Bahamas. Preliminary report. Geol. Rundschau 61, 742–783 (1972).
Peryt, T.M.: Significance of stromatolites for the environmental interpretation of the Buntsandstein (Lower Triassic) rocks. Geol. Rundschau 64, 143–158 (1975).
Peryt, T.M.: Charakterystyka mikrofacjalna cechsztyńskich poszczółek węglanowych cyklotemu pierwszego i drugiego na obszarze monokliny przedsudeckiej. Studia Geologica Pol. 54, in press (1977).
Peryt, T.M., Piatkowski, T.S.: Osady caliche w wapieniu cechsztyńskim zachodniej części synkliny perybaltyckiej. Kwart. Geol. 20, 525–536 (1976).

法门阶泥晶灰岩起因于细菌的可能性*

[法] A. F. 莫林 D. 诺埃尔

1. 引言

自 Drew (1911) 以来, 人们就已经认识到细菌在碳酸钙(海相)沉淀中的作用。Trichet (1967—1972) 和其它学者探索性地阐述了细菌对有机软泥的生物化学作用。应该着重指出, 蓝藻仅起一种有机基质提供者的作用。细菌化石(丝状或似杆状菌)绝大多数发现于硅质的沉积物中, 呈燧石中的有机残骸包体 (Schopf 等, 1965)、或自生硅化 (Arbey 等, 1975) 状态存在。

本文论述了包含在泥晶灰岩中的有机残体(直径小于 1 微米)。一些细菌(?)与菱面体晶体之间的关系密切, 认为它们有沉积学的关系, 从而增进了我们对泥晶灰岩成因的理解。

据我们所知, 除在光学显微镜下已经注意到的到处可见的较粗的藻丝体外, 这很可能是在化石碳酸盐中原地超微化石的第一次记载 (Fry 和 McLaren, 1959)。

2. 概况

我们所研究的材料采自加拿大阿尔伯达省落基山脉的法门阶剖面(帕利塞尔组)。这里, 帕利塞尔组由两个巨旋回组成, 剖面总厚 300 米。这两个旋回分别称为莫罗 (Morro) 段和科斯蒂甘 (Costigan) 段。通过对上部巨旋回(科斯蒂甘段)进行详细的薄片分析, 说明次级旋回的顺序沉积。当该巨旋回向上从暴露于水面变化到广海时, 在纹层状的岩石内部(在每个巨旋回的基部)的这些次级旋回, 显示出从海相至暴露水面(为前阶段萨布哈的环境)一个完整系列 (Maurin, 1972)。在间距 30 多米纹层状沉积物中, 统计出 15 个次级旋回。其中多数次级旋回不完全, 仅有三个次级旋回比平均厚度大, 因为开阔海的海百合相的厚度较大(插图 1)。上述剖面仅部分白云石化, 白云石化作用局限在每个旋回上部(潮上带)及潮间和潮下带的潜穴内部。由于没有受到成岩作用, 使我们得以进一步分析原始沉积物。

3. 泥晶灰岩的沉积学

每个次级旋回均从泥晶碳酸盐开始, 根据很多标志, 包括它们的层序位置(插图 1)和存在 2 毫米厚的钙质球粒泥粒状灰岩层(图 2A)等, 证实这种泥晶碳酸盐是潮下带成因的。我们用极度抛光的切片, 酸腐蚀 (NH_4Cl , 10%) 后进行扫描电镜研究。我们的主要目的是: (1) 将这些钙球与 Marszalek (1975) 在扫描电镜照片中图示的现代 Ace-

* 原题 “A Possible Bacterial Origin for Famennian Micrites”, 作者 A. F. Maurin 和 D. Noë.

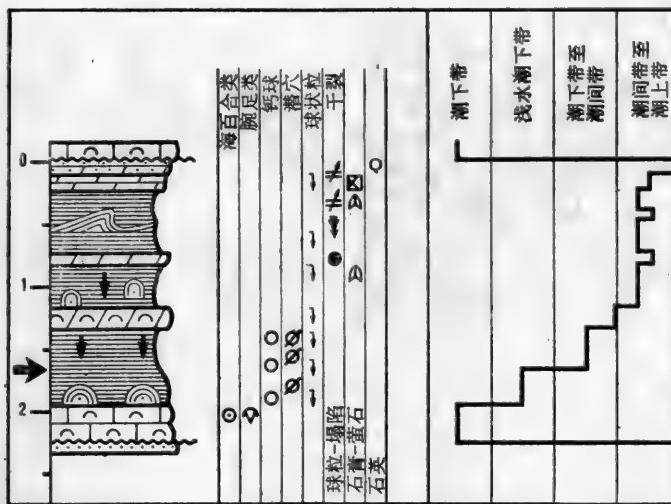


插图 1 帕利塞尔剖面上部(科斯蒂甘段)理想化的旋回。图上横纹表示含有叠层石的纹层岩。水平箭头标明所研究的标本位置。

tabulariaeae 孢囊进行比较 [Rupp (1966) 的 *Chalmasia antillana*, 经 Valet (1968) 修订]。法门阶的钙球直径为 40 至 150 微米。一些钙球仍然是中空的具有很薄泥晶壁的球, 另一些则被泥晶灰岩所填充, 并显现出一种可能是成岩作用形成的结晶壁 (插图 2 B, 下部明亮部分)。

在化石记录中, 由于钙球泥粒灰岩相当于我们采自罗德里格斯礁标本的位置, 并参考了 Marszalek (1975) 的意见, 他断定这些层的深度在 2 米及平均海平面之间, 我们认为这些钙球泥粒灰岩是潮下带浅水环境的可靠标志。(2) 我们的第二个意图是综合研究围绕钙球的泥晶基质。很细的泥晶灰岩呈球粒斑点存在 (插图 2C)。在次球状球粒之间的接合处呈典型四面体形, 有进一步研究的价值 (插图 2D)。

较粗的泥晶 (1 至 4 微米) 也可以作为钙球或球粒的基质存在 (插图 2E, 3D)。为结晶格架分类设计的一个数学程序正在结构分析仪上进行试验 (枫丹白露莱茨矿业学校)。磨光面偶然出现一些很好的 2 或 3 微米大小的基本菱面体切面 (插图 2F)。下述的生物残体出现在较粗泥晶灰岩中间, 或出现在较细物质的球粒中间。

4. 生物残体

酸腐蚀时, 在受腐蚀的方解石表面留下多少有些突出的形态光滑的物体。设想这些耐腐蚀的物体可能是仍呈有机体保存的细菌化石。目前已经辨认出四种类型: 第一种, 二分叉的丝状体, 直径 0.3 到 0.7 微米, 长大于 14 微米 (插图 3A); 第二种, 较短的丝状体, 呈旋管状 (0.4—3.5 微米) (插图 3B)。上述两种丝状体虽然在上面有较好出露, 但贯穿方解石表面之下, 成为它们与泥晶基质同期 (或在泥晶基质之前) 生成的证据。第三种 (插图 3C), 呈香蕉形 (0.4—2 微米), 位于方解石表面, 故其成因尚有疑问 (它们可能是在标本腐蚀后, 准备镀金属前带入的)。最后一种, 是似杆状的 (插图 3D, E, F)。更值得注意的是: 它们被包含在一种细泥晶灰岩的球粒中 (晶粒大小为 0.8 至 1.4 微米), 其

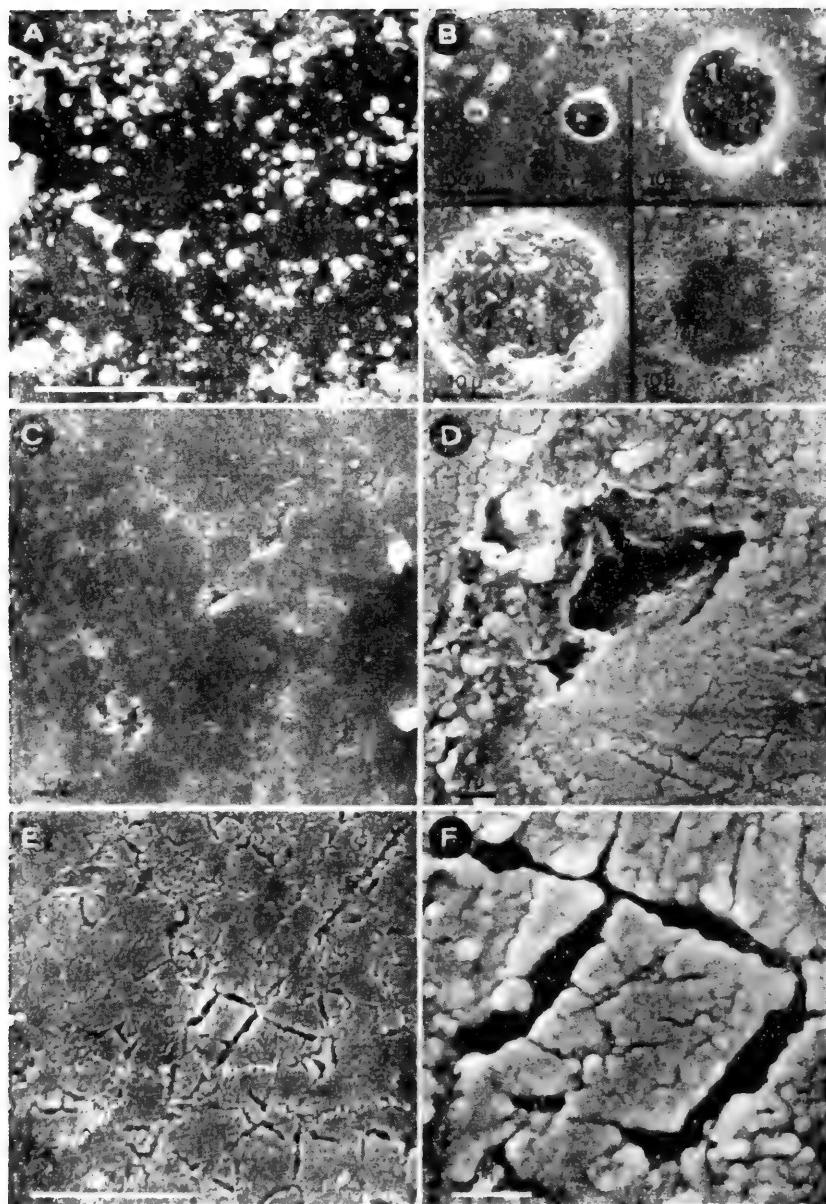


插图 2A—F (A) 钙球-球粒泥灰岩的照片,自然光; (B) 经挑选的钙球扫描电镜照片; (C) 具有四面体球粒接合处的微晶斑点磨光腐蚀切片的扫描电镜照片; (D) 四面体接合点的放大; (E) 粗泥晶基质; (F) 菱面体的放大。

中有一个几乎沿菱面体的中心轴分布(插图 3E,F)。这些类似细菌的物体,其个体宽 0.2 微米,长 1.8 至 2 微米。圆形的切面(插图 3 E)很可能是同一类细菌(?)的横切面,但插图 3C 紧靠“香蕉”物体的凸出球体,可能表示小孢子的外形,然而也可能是人为造成的东西(灰尘等)。

要查明这个植物群(?)的种群,然后转向生物学研究还要做更多的工作。

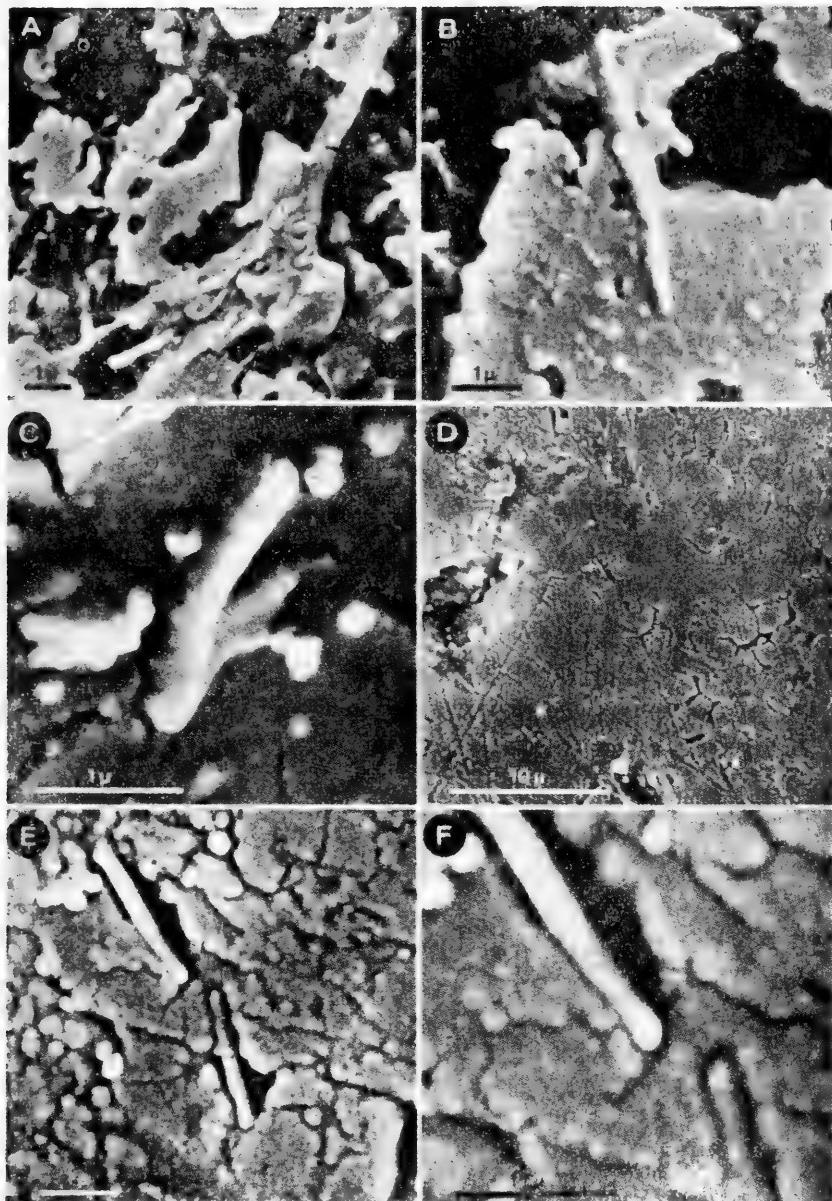


插图 3A—F (A) 两分的丝状体(上部长的丝状体的长度为 14 微米)。
 (B) 旋管状的短丝状体; (C) 可能具小孢子球体的“香蕉”形细菌; (D)
 在中心部分具似杆状菌泥晶灰岩的照片; (E) 和 (F) 似杆状菌放大。

5. 沉积学的作用

Trichet (1972, 以及他的文献目录中收集的前人的著作)根据分解蓝藻对有机质内碳酸盐的聚核作用提出了一个令人信服的生物化学解释。在弱氨基酸中 (pH 值高), pH 值稍微增高碳酸盐就开始沉淀。正象 L. Morellet 和 J. Morellet (1913, 13 页) 已经观察到的那样, 在任何一种富含有机质的淤泥里, 这个过程均能够在 *Acetabulariae* 的孢子周围的含钙粘液上发生。插图 3E, F, 可能表示被碳酸盐聚核作用的化学反应

所包围的一个细菌：上述物体位于晶轴上，似乎与结晶方式有直接关系，因而似乎也与上述晶体开始结晶有直接关系。同样，根据我们的理解，插图 3E 和 F 右下方的细菌可能正好在菱面体(即方解石或镁方解石)发生聚核作用时变成了化石。细菌和晶体内壁之间的 0.02 微米空隙，可能表示细菌死亡后的收缩，这个自然空隙原先被有机液或腐蚀时产生的人工溶液占据。这些现象似乎表明细菌和菱面体是同时形成的。这些化学过程大概包括细菌氨基酸的破坏，产生 CO₂，接着在细菌周围的微碱性环境中发生碳酸盐聚核作用。

Adolphe 和 Billy (1974) 观察了几种细菌与方解石聚核作用的必然联系。继他们之后，这里观察到四类细菌可以提供生物化学现象发生的根据。

6. 结论

在薄片中观察的所有泥晶灰岩并非都是上述的论点。根据 Valet (1968), Valet 和 Segonzac (1969) 所作的观察，除孢囊之外，*Acetabularia* 的整个植物体解体成霰石晶针，从而形成沉积泥晶灰岩。通过本文所阐明的过程，仅有孢子周围的粘液和分解的蓝藻才可转变为泥晶灰岩。这个过程或许有助于理解霰石和方解石泥晶外壳的形成机制。

目前有一种观点认为，生成霰石或者镁方解石可能取决于溶液中 Mg 的可利用的程度。然而，我们认为霰石与镁方解石之间的主要差别可能是由于细菌种类不同造成的。这里所包含的生物化学反应随细菌的特殊生物化学潜势而变化，因而完全可能生成任意形状和大小的晶体。

[曹瑞骥 译]

参 考 文 献

- Adolphe, J.P., Billy, C.: Biosynthèse de calcite par une association bactérienne aérobie. C.R. Acad. Sci. Paris **278**, Série D, 2873–2875 (1974).
- Arbey, F., Bouyx, E., Devigne, J.P.: Une population de bactéries sporulées témoin d'un été glaciaire ou d'un interglaciaire éocambrien. C.R. IX Congr. Intern. Sédimentol., Thème 1, 51–54 (1975).
- Drew, G.H.: The action of some marine denitrifying bacteria in tropical and temperate seas, and the bacterial precipitation of calcium carbonate in the sea. J. Marine Biol. Assoc. U.K., New Ser. **9**, 142–155 (1911).
- Fry, W.L., McLaren, D.J.: Fungal filaments in a Devonian limestone. Geol. Surv. Can. Bull. **48**, 9 pp. (1959).
- Marszalek, D.S.: Calcisphere Ultrastructure and Skeletal Aragonite from the Alga *Acetabularia Antillana*. J. Sediment. Petrol. **45**, No. 1, 266–271 (1975).
- Maurin, A.F.: Laminites et Stromatolites algaires du Famennien des Montagnes Rocheuses, Alberta, Canada (Abs.). C.R. Congr. Géol. Intern. Montréal, Sect. 7, 586 (1972).
- Morellet, L., Morellet, J.: Les Dasycladacées du Tertiaire parisien. Mém. Soc. Géol. France, Pal., XXI, **47**, 43 pp. (1913).
- Rupp, A.: Origin, structure and environmental significance of Recent and Fossil Calcispheres. (Abstr.). Geol. Soc. Am. Spec. Papers **101**, 186 (1966).
- Schopf, J.W., Baghoorn, E.S., Maser, M.D., Gordon, R.O.: Electron microscopy of fossil bacteria two billion years old. Science **149**, 1365–1367 (1965).
- Trichet, J.: Etude du mécanisme de la nucléation du carbonate de calcium dans les dépôts algaires. Lien avec la biogéochimie comparée de quelques types de dépôts dus à des Cyanophycées (Polynésie Française). C.R. Congr. Geol. Intern. Montréal, Sect. 7, 631–638 (1972).
- Valet, G.: Contribution à l'étude des Dasycladacées. Thesis Fac. Sci. Paris, 216 pp. (1968).
- Valet, G., Segonzac, G.: Les genres Chalmasia et Halicoryne (Algues Acétabulariacées). Bull. Soc. Géol. France, **7**, XI, 124–127 (1969).

绒枝藻类的发展史*

[南] M. 赫拉克 V. 科汉斯基-德维代 I. 古赛克

1. 引言

生物进化是一个长期的过程。在这个进化过程中，时间因素是极为重要的。因此，要恢复生物进化过程，首先就要确定特定的形态特征出现于不同分类单位的年代；其次要确定各级分类单位所表示的各种形态单位的年代；最后，还要确定由于过去的发展所造成的现代结果，这种现代结果具体表现为不同分类单位在一定的生态区内呈镶嵌分布。只有在现代的生物个体中，才能通过遗传研究，并在某种程度上通过生理学研究来验证，其形态学的相似性在多大程度上反映真正的亲缘关系。但在化石个体中，这种亲缘关系则只能根据各种分类单位内出现的形态特征与时间的关系来加以推测。

过去尝试恢复绒枝藻类的发展史时，虽然考虑了上述各项要求，但却忽略了时间上的连续性。因此，时常把形态相似的一些生物当作一个分类单位或一个演化系列的一部分，而不考虑这些生物之间的时间间隔。过去一般认为，时间上的间隔和形态上的不连续性是由于化石未完全发现所造成的，确信以后的发现会填补原来的空白。但在许多情况下，这种空白依然存在，因此需要用新的方法来加以解释。另一方面，一些新发现的化石记录与这种假定有矛盾。于是，最初的乐观想法招来了更多的批评，甚至对能否建立真正的亲缘关系也发生了怀疑。由此产生了一种新的分类，在这种分类中，不是注重形态上的相似性，而是更多地注意了形态之间的区别。因此，根据鉴定特征及描述，建立了许多新的分类单位和多几倍的名称。在鉴定和描述中个人的偏见太强，超越了对分类学感兴趣的每个公正研究者所能接受的事实。新种的复原图也常常过分详细，缺乏化石记录的证据。因而，要用这些比分类单位本身多几倍的名称来追溯整个类群的演化过程是困难的。

起初，因为已知种类的数量不多，各个属和族之间的界限明确，没有重叠现象。因此，流行一种观念，认为一些特定的特征要占优势并成为不同分类单元的基础，要有相当长的时间。嗣后，人们更多地注意到，经过较长时间之后，若干特征或分类单位会重复出现，但对这种现象却没有一种令人满意的解释。无论如何，把各种分类单位作为生物进化过程的环节很方便，因为它在系统发生中显示了清晰的演化阶段性。

2. 研究简史

J. Pia (1920, 1923) 是一位热心于绒枝藻类的研究者，他认为下列特征属于原始性特征：不规则的原植体，非轮生式，二分叉，内孢型繁殖方式等等。与这些形态特征相反，圆柱形的原植体，正轮生式或复轮生式，次级或三级……分枝，繁殖体向外方移动，以

* 原题 “The Development of the Dasyclad Algae through the Ages”，作者 M. Herak, V. Kochansky -Devide 和 I. Gusic。

及环纹等等，则被当作进步性特征。他认为形状不规则的种类只限于古生代，同时认为绒枝藻科发展的极盛时期是在中三叠世，此后则逐渐衰微直到今天。正是因为 Pia 的工作，才使得人们对于钙藻的兴趣日益增长，从而也使人们对绒枝藻科越来越感兴趣。根据任意方位的切片来鉴定，看来很容易，实际上对于生物学的变异范围缺乏评价的标准，经常会造成错误的结果。然而，从日益增加的资料看来与多少有些理想化的旧分类方案不符，这种情况起初被当作一些例外，认为反而证实了这些分类原则。但是，这种不符的情况与日俱增，就成了相当棘手的障碍，给分类工作带来很大困难。

值得注意的是，Pia (1923) 已注意到在绒枝藻科的不同演化系列和不同演化阶段中，至少发生过三次轮生分枝排列：在 *Teutloporella* 属、*Macroporella* 到 *Stichoporella* 的过渡类型，以及 *Oligoporella* 的祖先种类中都发生过轮生分枝。Kamptner (1958) 指出，在绒枝藻科发育过程中，轮生分枝独立发生过七次以上，其中有六次是在古生代，只有一次是在中生代(中侏罗世)。古生代轮生分枝的例子为：*Uralopore* 到 *Teutloporella* 和 *Rhabdoporella* 到 *Anatolipora* 的过渡类型，以及在 *Macroporella*、*Physoporella*、*Gyroporella* 和 *Oligoporella* 等属中。在道格统 (Dogger)，轮生分枝出现于 *Macroporella* 到 *Stichoporella* 的过渡类型。显然，分异作用远比一般认为的早得多。Kamptner 还指出，生殖体向主管外方移动早在古生代就已经开始了 (*Korninckopora*)。

Rezak (1959) 在第十一届国际植物学会议上报道了古生代的 *Cyclocrinites*、*Coelosphaeridium*、*Primocorallina*、*Verticillopora* 和 *Mizzia* 等属的轮生分枝现象。他还指出了 *Primocorallina* 属具有二级枝和三级枝。

Kozłowski 和 Kazmierczak (1968) 指出了奥陶纪的 *Vermiporella* 具有二级枝和三级枝，尽管他们因为该属有横隔膜及卵孢子等而怀疑它是否为绒枝藻科。

Kochansky-Devidé 和 Gušić (1971) 引述了在绒枝藻科的发展过程中相同形状或相似形状重复出现的几个例子，如原植体的形状(串珠状、蘑菇状和球状等等)、次级枝和高级枝的发生等等。在这方面，他们两人提出了用以区分属和用于整个分类的较为严格的方法。他们还对以前复原的双孔藻族表示了一些保留意见 (Kochansky-Devidé, 1964)。在双孔藻族中，同时代的种类假定归属不同的属 (*Diplopora pusilla* 和 *Velebitella*)，而其中有巨大地层间隔的一些种类却被当作同一个种系演化系列的分子 (*Diplopora pusilla* 和 *D. helvetica-hexaster*)。

积累了许多绒枝藻类的新资料，因其缺乏明确的界限，需要作新的尝试来解释它的演化趋向。Kamptner (1958) 承担了这项任务。Kamptner 继承了 Pia 的划分为族的分类系统(分为 15 个族，其中 4 个族进一步分为亚族)，并且指出，奥陶纪的绒枝藻存在三个平行的演化支系(粗孔藻族 (*Dasyporellae*)、原珊瑚族 (*Primocorallineae*) 及环毛藻族 (*Cyclocrineae*))，但未指出其共同的祖先。原珊瑚族出现后不久，在奥陶纪内即绝灭了。环毛藻族在奥陶纪居于主导地位，并且断断续续延至二叠纪。粗孔藻族被认为是一切时代较晚种类(属和族)的真正祖先。但是，在粗孔藻族中还可以分出两个平行发展的类群。这两个类群来源于一个共同的祖先，可能始于中寒武世。其中一个类群以 *Anthracoporella* 及 *Vermiporella* 为代表(包括 “*Pseudovermiporella*”)，此类群绝灭于二叠纪。另一个类群由 *Dasyporella* 和 *Uraloporella* 组成，延续至晚石炭世。但是，

后一个类群在绝灭之前产生了 *Teutloporella*, 成为另外一个族的代表。最后, 这个族中只剩下 *Rhabdoporella* 属。但是, 这个属对于时代较晚的绒枝藻科演化意义特别重大, 因为所有后来发生的范围比较明确的属和族都被当作 *Rhabdoporella* 的后裔。*Diploporella* 被认为呈直线演化成为 *Anatolipora* 和 *Dvinella*。在泥盆纪的某个时期, 即 *Anatolipora* 出现之前(早石炭世), 由主演化支上分化出了由 *Macroporella*、*Physoporella*、*Gyroporella*、*Oligoporella* 和 *Egoniolina* 组成的一个类群。中生代、新生代和现代的大多数种类都被认为是这个类群的延续, 只有 *Archaeocladus* (二叠纪) 是个例外, 它可能来源于 *Dvinella*, 并且产生 *Palaeodasyycladus* (下侏罗统) 和 *Coniopora* (中侏罗统及上侏罗统)。*Palaeodasyycladus* 则可能又是 *Dasyycladus*、*Batophora* 和 *Chlorocladius* 这些现代种类的祖先。

Kamptner (1958) 认为, 在演化支系中不同种类之间有两种情况。一种是直线演化关系, 此时有两种或两种以上的生物种类互相连接成直线, 无论其间(有时)有多大间断。另一种演化关系则以分枝为主, 在演化的间断期常常出现演化分枝。

后来又发现了许多新的种类, 某些已知种类的假定生存时间也已延长, 需要重新尝试解决种系演化关系问题。Endo (1960) 作了新的尝试, 他引进了许多新的要素, 主要是根据他自己的概念, 而不是根据所观察到的事实。按照 Endo 的意见, 解释亲缘关系所依据的基本要素为: 不规则两分叉的原植体; 不规则排列的分枝; 圆柱状原植体; 分枝的垂直位置; 在原植体的皮层部分有大球状空腔, 类似孢子囊; 生殖体; 环纹; 梨形或卵形的孢子囊等等。他未说明应用这些要素的标准, 所以, 这里要提及的仅仅是主要结论。Endo 认为 *Anthracoporella* 和 *Uraloporella* 来源于一个共同的祖先, 该祖先大概在 *Amgaella* 与 *Vermiporella* 之间, 与后者有些相近。他还认为, *Sibiriella* 很重要, 该属与 *Amgaella* 都起源于一个未知祖先。*Sibiriella* 又产生了 *Macroporella*、*Diploporella* 和 *Gyroporella* 等属, 而一个与 *Sibiriella* 相似的未知祖先则可能产生了 *Rhabdoporella*、*Kazachstanella* 及 *Urodella* 等属。

新的种类不断增加, 所以各个小类群也要调整。

Ott (1965) 提出了双孔藻族 (Diploporeae) 的孔腔进化, 不顾其间的时间间隔在极端的情况下长达自二叠纪到白垩纪 (*D. pusilla*-*D. johnsoni*)。

Hurka (1968) 认为 *Palaeoporella* 兼具绒枝藻科和松藻科的基本特征, 可能是这两个科的祖先。

Korde (1968, 1971) 建议成立一个新科——松藻科, 包括下列七个族: *Cambroporellaeae*, *Amgaelleae*, *Seletonelleae*, *Rhabdoporellaeae*, *Cyclocrineae*, *Primicorallineae* 和 *Macroporellaeae*。他更注重的是这个类群(科)的共同特征, 而不是这个类群与其它形态类群(绒枝藻科)之间的亲缘关系。

近来, 现代生活的绒枝藻目 (Dasycladales) 也成为重要的研究课题。我们首先应当感谢 Valet (1968, 1969), 他对绒枝藻科的几个现代属作了详细的形态发生分析。这些分析, 对常常根据少数残体建立的化石种类提供了一个现实可行的途径。Valet 查明, 绒枝藻类(在此作为一个目)在细胞学上是同形的, 并且这个类群内部的区别, 可能是一种低等生物变异性的结果。譬如, 有趣的是 *Bornetella claviformis* 和 *B. subsphaerica* 之间的形态区别大于这两个种与 *Neomeris* 属的区别。此外, 关于繁殖体位置的

畸形现象(在实验室内容易诱发)在自然界也能遇到。钙化作用的程度显然依赖于光线强度,但与其它因素也有关。下述例子可以证明这一点: *Batophora* 完全不发生钙化作用; *Dasyycladus* 仅主管部位发生钙化; *Neomeris* 有一层薄的钙质壳,只包覆第二级枝; *Cymopolia* 则完全钙化。

由上所述,显然这些根据零星发现所建立的化石分类很可能大成问题。

Segonzac (1968, 1971) 指出, *Cymopolia* 属的原生枝之间的垂直距离变化很大。她认为,原生枝的形态变化一般只能作为种的鉴定特征。她认为离孢型种类的能育体是次级枝,并且探讨了 *Acetabularia* 类群与 *Macroporella* 类群之间的关系。*Sakkionella* 被认为是似蠕藻科和似绒枝藻科之间的过渡种类,暂且置于似蠕藻科。这些类群根据不育的次级枝数目来划分属。

Elliott (1972) 以内孢型、枝孢型和离孢型等几种繁殖体排列方式作为演化阶段。但是,第一个演化趋向包括了原植体结构的精致程度。第一个演化阶段的特征是茎细胞不规则,有时横卧、分叉、甚至呈网状联结,分枝密聚而成不规则排列。*Mastopora* 及其有关的种类最早发育了大中腔,具薄的钙化皮层,与现代的 *Bornetella* 相似。在 *Vermiporella* 里可以看到其主茎趋于直立。*Mizzia* 有变为轮生的倾向。甚至早在泥盆纪就已经有了一些复轮生式特征出现。

法国的一些作者 (1975) 讨论了原有的绒枝藻类分类方案之后,建议区分出那些意义不大的特征,以便确定鉴定特征的等级,而不是硬性使用这些特征。第一级是分枝的排列状况,用它能足以确定科。其次是原植体的总轮廓,分枝的形状和级序,以及繁殖体,能分别用以鉴定属或亚科。再次是原植体的大小(比例关系),钙化作用的性质和程度等等,可用来确定种。这些作者甚至不排除进一步修订分类标准的可能性。

3. 评述

以前所有建立绒枝藻类演化谱系的尝试,基本上都是根据形态学的资料。研究者根据形态上的区别来建立新的分类单位,而形态上的相似性则用以指示不同分类单位之间的亲缘关系,从而也用作恢复演化谱系的依据。分类学家有时有意恪守某些形式,而没有创立单一的遗传单位的抱负。但在演化谱系图中,则以这些“遗传”单位作为基本上同质的遗传实体,因此认为遗传实体是形态相近的分类单位(属)的直接延续,无论其间的时间间隔有多大。一个可能的分类单位(或形态特征)的首次出现和连续延续的可能性则被认为是次要的资料。

一般说来,在说明分类时,约有 29 个形态特征可以当作建立新种属的鉴定特征。再加上时代因素,共有 30 个重要程度不同的资料,在使用上基本得到公认。

主茎出现 14 种形态变异,分枝的位置有 3 种变化,级序高的分枝有 4 种变化,孔的形状有 5 种变化,繁殖体的位置有 3 种变化。我们只应用鉴定特征,成功地选择了大约 80 个便于比较的属,为的是发现一个共同的基础,以便在某种程度上客观地研究这些属的进化。这项分析得出了一些意外的结果。有两个属的鉴定特征不包括上述 29 个特征。7 个属的鉴定特征只包括上述的一个特征,15 个属(可能有 17 个属)只包括两个特征,34 个属包括 3 个特征,20 个属包括 4 个特征,13 个属包括 5 个特征,7 个属包括 6 个特征。未被引用的特征多达 23 个。考虑到上述 29 个特征不是同一等级,那么鉴定特征实在是太

少了。

另一方面,有趣的是 *Mastopora* 属,按其各个种的鉴定特征,它竟占了 4 种主茎类型。更有甚者, *Eodasycladus*, *Palaeodasycladus* 及 *Petrascula* 3 个属具有 3 个同样的特征,而其它特征则未列举 (*Eodasycladus* 可能具有枝孢型次级分枝?)。同样, *Linoporella*, *Acroporella*, *Furcoporella*, *Crinella*, *Euspondyloporella*, *Triploporella*, *Montiella*, *Meminella*, *Montenegrella* 和 *Suppilulummaella* 的 3 个主要特征相同。根据繁殖体的位置,这 10 个属分为两类群: 内孢型类群 (*Linoporella*, *Acroporella*, 可能还有 *Furcoporella*) 和枝孢型类群 (*Montiella*, *Meminella*, *Euspondyloporella*, *Triploporella*, *Montenegrella* 和 *Suppilulummaella*), 而 *Crinella* 的关系不清。*Lemoineella* 和 *Sakkionella* 则只有上述三个鉴定特征中的两个特征,其它特征都省略了。这意味着,上述各属都是根据不太显著的特征创立的,这些特征在描述中可以找到,而在鉴定特征中是找不到的。

综上所述,不管研究者本人的观点如何,具有使所有感兴趣的人员都能采用的清晰鉴定特征的属并不多。

4. 建议

在上述情况下,重新考察最重要的特征在地质史上出现的时间和延续性可能是很有用的。

在不同的分类单位中,圆柱状的主茎从寒武纪延续到现代,几乎没有间断。在过去的任何时间,主茎形状都可能变化。其它类型的主茎近乎是时有时无的,因此可以视为派生的类型。

大多数已知的无节型种类构成了近乎相似的原始类群(寒武纪、奥陶纪)。除了这个原始类群之外,地质历史上的正轮生式种类要比非轮生式或复轮生式的种类更连续。这说明,只有正轮生式可以认为是演化系列中的相互联系要素,其它两种类型则可能是不同时期变异性的反映。

第一级枝、第二级枝或第三级枝占优势的状况延续时间都不太长。因此,它们都可能是较短时间内变异的结果。

在分枝的种类中,具顶型比其它类型延续的时间长。具顶型与具毛型可能代表一个一致的分类单位系列。因此,这两种类型都可以看作是进化的宿存分子,而其它类型则多被当作不确定的变种,与繁殖体的位置有关。

在上述各种情况下,过去的某种特定形态的延续时间显然与那种形态的稳定性成正比,而与该形态的变异性及特化程度成反比。这说明,稳定性、不分异性及不特化性,可以视为在整个时空范围内不同的分类单位之间的相互联系的标志,并作为不时发生的特化现象和某些形态特征多次重复出现的根源。由于基因活性自动调节系统活化的结果,这些形态特征可以经过长短不同的时间之后重新出现。换句话说,经过长短不同的时间之后,一些类似的形态特征又重新出现,其间并无直接的系统发生关系。这种情况表明,这些相似的形态特征不必放在一起,作为具有直接的种系演化关系的证据。因为这些形态可能仅仅是不时发生的独立演化旁枝。此外,如果再考虑到趋同现象,显然只根据单一的形态特征进行分类,很可能会得出错误的结论。

5. 结论

暂且假定变异性的增加是进化的结果,就可以把绒枝藻类化石划分为几个形态发生阶段,各个形态发生阶段的代表先后消失(插图 1)。

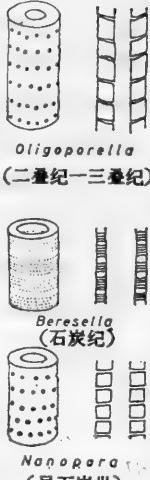
I	II	III	IV	V																				
原始阶段局部未钙化																								
																								
(下古生代)	(奥陶纪—早石炭世)	(二叠纪—三叠纪)	(晚侏罗世—早白垩世)	(白垩纪—现代)																				
<table border="1"> <tr> <td>原植体:</td> <td colspan="4">一般呈圆柱状</td> </tr> <tr> <td>分枝的排列:</td> <td>非轮生</td> <td></td> <td>轮生</td> <td></td> </tr> <tr> <td>分枝的类型:</td> <td>具顶型和具毛型</td> <td></td> <td>具皮型, 梨型, 囊泡型</td> <td>各种其它类型</td> </tr> <tr> <td>分枝的程度:</td> <td>只有原始枝</td> <td></td> <td></td> <td>还有较高程度的分枝</td> </tr> </table>					原植体:	一般呈圆柱状				分枝的排列:	非轮生		轮生		分枝的类型:	具顶型和具毛型		具皮型, 梨型, 囊泡型	各种其它类型	分枝的程度:	只有原始枝			还有较高程度的分枝
原植体:	一般呈圆柱状																							
分枝的排列:	非轮生		轮生																					
分枝的类型:	具顶型和具毛型		具皮型, 梨型, 囊泡型	各种其它类型																				
分枝的程度:	只有原始枝			还有较高程度的分枝																				

插图 1 绒枝藻类的形态发生阶段

下古生代分化极差的种类构成了第一个形态发生阶段,这个阶段的代表时隐时现,一直延续到上古生代。

第二个形态发生阶段以 *Rhabdoporella* 属为最好的代表,尽管其代表性还不完全(奥陶纪—早石炭世)。该属具有圆柱状的主茎,只有不规则排列的原始枝(非轮生式)。但是,即使在这样简单的属中,由于分枝呈囊泡状或具皮状,因此产生了一种阶形侧面。这种侧枝与当时的大多数种类相比较,可以证明它是某种程度的特化。考虑到在个体发育过程中,主要的进化现象都出现于较早的发育阶段,则每个成年个体都是不同程度特化的代表。在同一类群的较晚期种类之中, *Teutloporella* 属的非轮生式种类是值得一提的。

第三个形态发生阶段,特别表现为轮生枝的形成。此外,具有圆柱状原植体(主茎)和具顶型或具毛型分枝的种类,可以看作是与下一个形态发生阶段的界限。按照上述标准,这个形态发生阶段的代表为 *Nanopora* (早石炭世), *Beresella* (石炭纪), *Dvinella* (中晚石炭世), *Oligoporella* (可能为晚石炭世、二叠纪及三叠纪)和 *Teutloporella* (部

分为二叠纪、三叠纪和侏罗纪)等。

第四个形态发生阶段可能包括那些具有圆柱状主茎、轮生枝以及具有除了具顶型及具毛型之外的原始枝的种类(即具有囊泡状、梨状或皮尖的分枝种类)。这个阶段的代表包括 *Uragiella* (晚三叠世及侏罗纪), 可能有 *Cylindroporella* 和 *Heteroporella* (晚三叠世至晚白垩世), 或许还有 *Sarfatiella* (中侏罗统), *Salpingoporella* (晚侏罗世—白垩纪), *Actinoporella* (晚侏罗世—早白垩世) 和 *Clypeina* [二叠纪(?), 晚三叠世—第三纪]。有趣的是, 上述各个种类尽管分属于不同的族, 但它们在时间上是连续的。

第五个演化阶段以具有圆柱状主茎, 轮生枝和级序较多的分枝的属为代表。分枝的形态变化很大, 具体分析这些形态变化超出了本文的课题。根据这个线索, *Litopora* (泥盆纪), *Scribroporella* (中泥盆统), *Archaeocladus* (早二叠统)等, 可能是后来占优势的种类的祖先。这个阶段实际上以 *Dissoclarella* [晚三叠世(?)—侏罗纪, 晚白垩世] 的出现为标志。此后接着出现的是这个演化阶段的其它代表, 如 *Linoporella* (晚侏罗世—早白垩世), *Acroporella* (早白垩世), *Triproporella* (晚侏罗世—早白垩世), *Montenegrella* (早白垩世), *Suppiliumaella* (早白垩世), *Crinella* (早白垩世)、*Neomeris* (白垩纪—现代)、*Cymopolia* (包括 *Pseudocymopolia*; 晚侏罗世, 白垩纪—现代), 以及古新世的种类, 如 *Montiella*, *Maminella*, *Furcoporella*, *Broeckella* 等, 其间没有时间间隔。以分枝的级序高为特征(第三级, 第四级等等)的新演化旁枝包括 *Palaeodasycladus* (早侏罗世), *Eodasycladus* (早侏罗世), *Petrascula* (侏罗纪), *Fanessella* (早侏罗世), *Trinocladus* (白垩纪), 以及类似的较晚的种类(包括现代的种类)。古新世的属 *Thrysoporella* 和 *Sarosiella* 都具有圆柱状的主茎并且分枝级序较高, 但这两个属的地层分布不肯定。

由此可见, 上述的形态发生阶段是相当清晰的。但是, 只根据这种形态发生阶段就能够得出自然分类系统, 并据此恢复整个绒枝藻类的进化过程, 是令人难以信服的。

有鉴于此, 每当试图确定这些分类单位之间的可能的真正系统发生关系时, 都应当牢记下列一些事实:

- (1) 每一个成年标本在不同程度上都是进化发展的一个演化旁枝;
- (2) 当我们所研究的是特化的种类时, 化石种类之间的时间间隔就比较清晰; 反之, 若所研究的是比较原始的种类(即分异较弱时), 时间间隔就不那么清晰。
- (3) 就已知的种系演化过程而言, 某种特殊的形态特征可能会在不同的分类单位中重复出现, 其间不一定有直接的直线演化关系。
- (4) 由于趋同现象的结果, 一些特殊的分类单位尽管其种系发生来源不同, 却可能出现形态相似(藻类化石的骨架几乎完全相同);
- (5) 几个大的综合剖面上新样品的增加以及大量新“分类单位”的出现, 实际上并未减小高度特化的分类单位之间所存在的时间间隔。

所以很明显, 等待将来可能的发现来填补这种时间间隔, 然后再试图根据成年生物来恢复进化谱系(或一系列进化支)的这种作法可能是不明智的。我们认为, 这样的可能性是根本不存在的。

因此, 为了寻找自然分类和进化可能发生的途径, 为了用这种途径来得到广泛的基础以比较和修订所有的已知种类, 为了使我们将来的认识能建立起最能反映实际知识水平

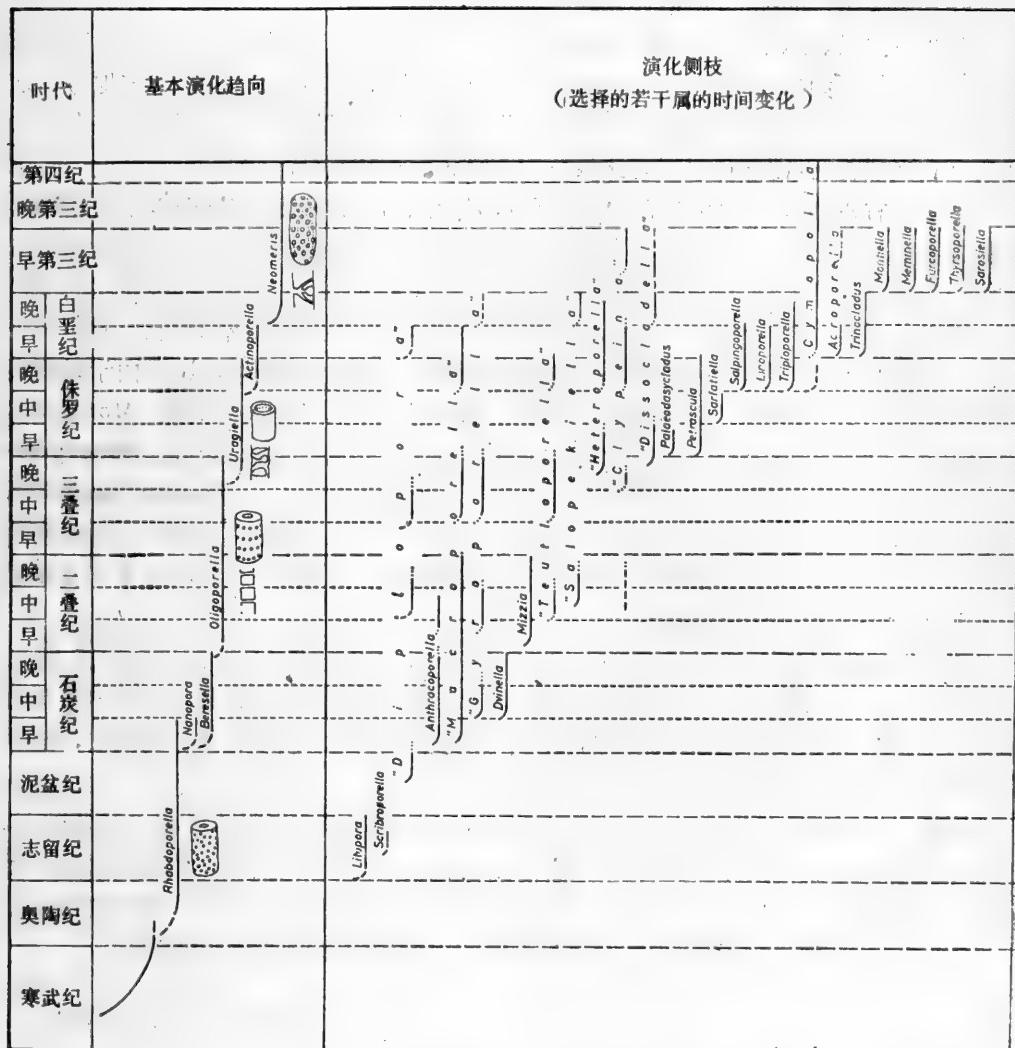


插图 2 绒枝藻类中选择的一部分属的时间分布

STEP.—斯太凡阶 WEST.—维斯法阶 NAM.—纳缪尔阶 VIS.—维宪阶 TOUR.—杜内阶

的概念,再作一些新的尝试或许是明智的。

我们无法肯定,是否很快就能知道绒枝藻类的演化是一元发生的还是多元发生的。较高级的分类单位的数目和范围问题也可以这样讲(只有一个科、两个科或更多个科,甚至两个目?)。无论如何,看来族的划分不反映各个属之间的真正进化关系,因此坚持改进族的分类似乎也不足取。

但是,应用本文所推荐的衡量标准,就有可能把主要的绒枝藻化石属暂时按照形态进行分类,以便为进一步进行比较奠定一个新的客观基础。这样的一个试行分类方案见于插图 2 (几种可能的方案之一)。我们并不声称这个“演化树”肯定代表所涉及的各个属之间的真正亲缘关系,因为这些属中包括了一部分异源发生的标本;同时,这也表明有一些同源发生的标本被分开了。无论如何,这个“演化趋向”或许是我们目前根据合乎逻辑、容

易辨认并且切实可行的标准，所能建立的一种可能的演化趋向。

插图 2 中左栏表示了时间连续的属比较直接的演替系列，其中显示出成年个体的形态特征逐渐增加。如果因为有了新发现或者因为概念改变而觉得这些表中有些地方不适当，那么这些不当之处很容易用比较合适的图代替，以显示大量种类的主要发展趋向。这些种类没有强烈特化，因此可以认为比较接近于真正的进化系列。

插图 2 的右栏列有一些经选择的例子（属），表示总的变异程度，连同一些零星出现的新的形态特征作为以后占优势的形态发生阶段的先驱。按照上述标准，所列举的例子可以看作一些任意选择的进化侧枝，彼此没有直线演化关系，或至少在许多已经建立的“属”修订之前无法查明这种直线演化关系。有两个相反的例子特别引起我们注意。其中一个例子涉及 *Diploporella*, *Macroporella*, *Gyroporella*, *Salopekiella* 等属，由于时间间隔过长，以致有人提出应将上述各属分段加以表示。另一个例子则关系到象 *Montiella*, *Meminella*, *Thrysoporella* 等属；或者（图中未表示）*Palaeodasycladus*, *Eodasycladus* 和 *Petrascula* 等属；或者（图中亦未表示）*Triproporella*, *Suppiliumaella*, *Acroporella*, *Montenegroella*, *Euspondyloporella* 等属，这些属之间经常没有清晰的界限。在许多情况下，把这样的一些界限不清的种类归入一个属名之中，将会便于重新解释可能的进化谱系和进化阶段等等。

为了证实我们的观点并且近乎实际，应当重新研究所有那些有疑问的属的地区型材料。在修订过程中，要考虑许多内涵丰富而经过详细研究的断面，并且只有那些不但形态相似而且时间基本连续的标本才应当归入一个分类名称之中。以便在修订的同时，至少要把从各方面看来都无法放在一起的种类分开。

我们所采用的和正在推荐的方法，使我们今后有可能尽量在没有个人成见的基础上，修改我们的各项意见和结论。但是，即便用这种方法可能还找不到真正的相互关系，而只能找到可能的进化途径；然而，用这种方法至少能为可靠地把化石种类应用于地层学提供一个“人为的”基础，而没有那种有时相当奇怪的时间间隔和异物同形的解释。

【齐文同 译】

参 考 文 献

- Elliott, G.F.: Lower Palaeozoic Green Algae from Southern Scotland, and their Evolutionary Significance. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Geol. 22, No. 2, 355–376 (1972).
- Endo, R.: Phylogenetic Relationships among the Calcareous Algae. Sci. Rep. Saitama Univ. (B), Comm. Vol. R. Endo, 1–52 (1961).
- Groupe Français d'Étude des Algues Fossiles: Reflexions sur la systematique des Dasycladales fossiles. Étude critique de la terminologie et importance relative des critères de classification. Geobios 8 (4), 259–290 (1975).
- Hurka, H.: Über den anatomischen Bau und die systematische Stellung des paläozoischen Algengenuss *Palaeoporella* Stolley. Nova Hedwigia 15, 571–582 (1968).
- Kamptner, E.: Über das System und die Stammesgeschichte der Dasycladaceen (Siphoneae verticillatae). Ann. Naturhist. Mus. Wien 62, 95–122 (1958).
- Kochansky-Devidé, V.: *Velebitella*, eine neue jungpaläozoische Diploporeengattung und ihre phylogenetischen Verhältnisse. Geol. vjesnik 17, 135–142 (1964).
- Kochansky-Devidé, V., Gušić, I.: Evolutionstendenzen der Dasycladaceen mit besonderer Berücksichtigung neuer Funde in Jugoslawien. Paläontol. Z. 45, 1/2, 82–91 (1971).
- Korde, K.B.: Kembrijske vodorosli. Bjull. Moskov. obšč. ispit. prir. Otd. geolog. 5, 43 No. 5 (1968).
- Korde, K.B.: K sistematike i evoluciji vodoroslej iz porjadka Dasycladales (Chlorophyta). Bjull. Moskov. obšč. ispit. prir. Otd. geolog. 2, 46, No. 2, 134–135 (1971).
- Kozłowski, R., Kazmierczak, J.: On two Ordovician Calcareous Algae. Acta palaeontol. pol. 13, No. 3, 325–346 (1968).
- Ott, E.: *Dissocladella cretica*, eine neue Kalkalge (Dasycladaceae) aus dem Mesozoikum der griechischen Inselwelt und ihre phylogenetischen Beziehungen. N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 683–693 (1965).
- Pia, J.: Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide. Abh. zool.-botan. Ges. Wien 11 (2), 1–263 (1920).
- Pia, J.: Einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen über die Geschichte der Siphoneae verticillatae. Z. Indukt. Abstammungsl. 30, 63–98 (1923).
- Rezak, R.: Paleozoic Evolution of the Dasycladaceae. Proc. 9th Intern. Botan. Congr. 1959, Vols. II, IIA.
- Segonzac, G.: Les *Cymopolia* (Dasycladaceées) du Thanétien des Pyrénées. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 104 (3–4), 381–391 (1968).
- Segonzac, G.: Une nouvelle Acétabulariacée tertiaire: *Rastroporella oviformis* n.g., n.sp. (Algue calcaire). Bull. Soc. Géol. France 13 (7), No. 1–2, 181–186 (1971a).
- Segonzac, G.: Algues calcaires du Sparnacien de Lavelanet (Ariège). Dasyciadales, Caulerpales et Cryptonémiales. Bull. B.R.G.M. (2), Sect. 4, No. 1, 5–19 (1971b).
- Valet, G.: Contribution à l'étude des Dasycladales. 1. Morphogenèse. Nova Hedwigia 16, 21–82 (1968).
- Valet, G.: Contribution à l'étude des Dasycladales, 2 et 3. Nova Hedwigia 17, 551–644 (1969).

绒枝藻目化石的分类标准*

[法] J. P. 巴苏勒特 P. 贝尼埃 R. 德洛弗雷 P. 热诺特
M. 雅弗雷佐 A. F. 普瓦格南特 G. 塞贡扎克

1. 引言

现代的绒枝藻目以 40 个种为代表, 分属 8 个属 (Valet, 1969)。已发现了大量的绒枝藻化石(超过 120 个属), 其中最早的已知属是从寒武纪开始的。

绒枝藻目是根据许多形态特征(管状, “肋脊”、轮生枝、钙质鞘……)以及严格的细胞学和生物学特征(单核、原生质繁殖, 细胞组分的化学性质……)定义的。在古生物学研究中, 对于后两种特征显然一无所知。绒枝藻目特别包括了许多化石种, 有些化石种的特征与确定绒枝藻目的定义所依据的现代种不同(例如, 无轮生枝)。因此, 这里看来存在矛盾。

(1) 现代的绒枝藻科与绒枝藻类化石之间的联系

看来有两种可能的途径来建立这种联系:

第一, 从实际观点看来, 根据若干理由将一些生物化石归入绒枝藻科: 从历史上讲, 这是首先发生的。第二, 一旦有一些生物化石归入绒枝藻科, 就开始从进化的角度来研究这些化石与现代种类之间的联系, 于是化石种与现代种就逐渐联系起来——这就是种系发生学。

1) 进化与种系发生。因为进行了种系发生研究, 就得以建立起绒枝藻目的现代种类和化石种类之间的联系。Valet (1968) 查明了, *Neomeris* 和 *Cymopolia* 两个属自早第三纪阿普第期和阿尔比期就已经存在, 并且 *Acicularia* 的化石实际上与现代的 *Acastabularia* 相同。但是, “就其它的现代绒枝藻科而言, 尚未知有化石种”。但是, “由于研究形态发生的结果, 看来有可能建立现存种属与化石种属之间的联系。然而这种想法并无任何实际意义。”譬如, *Dasyycladus*, *Chlorocladus* 和 *Batophora* 的祖先可能是 *Palaeodasyycladus* 和(或) *Eodasyycladus*。

应当指出, Valet 作为一个植物学家, 不研究下侏罗统以前的东西, 并且也不考虑全部成化石的绒枝藻问题。

若干作者已经提出了比较完整的绒枝藻目系统发生谱系 (Pia, 1920; Kamptner, 1958; Endo, 1960)。这些系统发生谱系显然是根据有关进化趋向的研究建立的。

按照 Pia 的意见, 下述几个方面的发展水平显示进化程度: 首先是原植体的总轮廓, 即从圆柱状到一端粗大的棒状, 再从棒状到球状; 其次是“中央茎”(其相对厚度自三叠

* 原题 “Classification Criteria of Fossil Dasyycladales”, 作者 J. P. Bassoulet, P. Bernier, R. Deloffre, P. Genot, M. Jaffrezo, A. F. Poignant 和 G. Segonzac。

纪至白垩纪递减);其次是轮生分枝的形状和分布;最后是繁殖器官的位置。

Emberger (1968) 写道,就他所知“尽管有许多论述绒枝藻科化石的文献,我们还无法建立这些藻类的真正系统发生途径。我们只能提出这些藻类所循的大致系统发生过程”。虽然 Emberger 似乎与 Pia 关于分枝分布方面进化的意见相一致,但他不同意 Pia 关于繁殖器官的观点。他想象,首先出现“能育枝的原始干,反过来又产生自由的孢子囊,与次级轴对应,类似现代的绒枝藻科;在与这条演化系列平行的方向上,另一条演化系列中同一主干的发展结果可能表现为孢子囊的功能逐渐转化……成为顶枝,已知种类的第二级枝成为第一级枝 (*Clypeina*, *Triploporella*),然后变成干”。以这种方法可以解释所谓的“内孢型”的分类单位,譬如 “*Diplopora*”。这种解释可能是根据这样一个事实得出的,即所谓“枝孢型”的种早在志留纪就已存在了。

Kochansky-Devidé 和 Gušić (1971),以及 Elliott (1972) 等人同意 Pia 关于绒枝藻科的演化趋向的总观点,而且他们坚持至今。Pia 认为进化产生的特征,逐渐显得比他设想的要早得多。例如,正轮生式和复轮生式的属已经发现于石炭纪。Kochansky-De-vide 和 Gušić 得出结论,“绒枝藻类的进化不是发生在中生代,而要早得多……最好应当到古生代去寻找单个特征的发育起点”。

因此,应当得出结论,绒枝藻类的进化远非 Pia 所写的那样是直线演化。Pia 认为,古生代只知道一些原始的属;中生代是一个过渡时期;新生代的属进一步发展,并且与现代的属比较接近。事实上,已经知道很早就存在高度进化的属,而带有原始特征的属直到很晚还继续生存。此外,在同一个属中既有进步特征又有原始特征。

(2) 结论

根据以上对于绒枝藻目的简述,可以提出下列几点结论:

- 1) 这个目是植物学家根据少数形态特征和许多生物学特征建立的;
- 2) 大量的生物学特征在古生物学中无法进行研究。但是这个目中却包括特别多的化石属;
- 3) 虽然在某些情况下化石属和现代属之间有明显的联系,但是并非在一切情况下都能查明这种联系;
- 4) 最后,除了分枝的排列这一进化特征之外,其它的进化特征要么成了问题(繁殖器官的位置),要么就与 1920 年以来所发现的新资料不相吻合。

写这篇文章时考虑了这些情况并且有下列目的:第一,探讨在描述绒枝藻目化石中所用的名词;第二,试图协调植物学家和古生物学家的语言;第三,研究鉴定特征的相对重要性,并且从系统分类的角度来看待这项研究的成果。

2. 古生物学的分类标准

(1) 古生物学的分类史

按照 Pia 的意见 (1920),完善的自然分类系统应当把一切特征较为一致的种,甚至连未观察到的特征都比较一致的种归入一个亚类。一个亚类中各个种的特征应当比同一类中其它亚类的任何种的特征更接近。用这个方法,若通过比较来研究一个生物类群的相当多的特征,尽管所研究的特征数目有限,我们确立了这类生物的亲缘关系,就可以着手研究它们的分类系统,而无需分别考虑其余的全部特征。

Pia 根据这些原则提出将“管状轮生类” (*Siphoneae verticillatae*) 分为 11 个族。前三个族包括古生代的属，其后的四个族包括中生代的属，再后的三个族包括三叠纪 (?) 和现代的属。最后一个族的人为性最强，并且没有名字，用于当时不清楚的属。

Pia 在给这些族下定义时，他使用了各式各样的形态特征，例如原植体的形状，原植体有无分枝，分枝的分布和变化(简单分枝或有几级分枝)，孢子的位置，钙化作用等等。

上述这些划分族的特征也就是 Pia 用来定义属的那些特征。此外，Pia 在划分种时同时考虑原植体大小的标准，分枝的分布细节，分枝的形态以及钙化的形状等特征。

于是 Pia 在他的序言中就采用下列格式来描述新种：1) 总的形态(圆柱状，棍棒状……)；2) 大小；3) 骨骼(分节……)；4) 轮生枝的形状(简单或分叉，向外方加粗或变细，开孔或闭孔……)；5) 轮生枝的排列方式(不规则排列，轮生排列或呈束状排列)；6) 轴茎(圆柱状或木塞状……)；7) 繁殖器官。

Pia 补充道：“不是每一回都能同时回答全部七个问题”，但是“在多数情况下，就鉴定工作而言，也不必同时回答这些问题”。

Emberger (1944, 1968) 和 Kamptner (1958) 的分类方案因袭了 Pia 的方案，只是对分类特征的名单稍加修改。

按照 Emberger (1944) 的意见，“绒枝藻科的自然分类是一个难题。目前只能承认这个分类的准绳。化石种类的形态远比现存种类的为多，并且我们对于化石种类了解得还不全面”。就目前而言，“尚且不能超过族的分类水平，对这些族的最聪明的排列办法就是根据这些族的出现年代顺序来进行分类。这样作必然会得到直线演化的结果，而不能变成真正的演化谱系”。

1961 年，Johnson 也采用了 Pia 的描述格式，他把“大小”标准放在最后一位。这个名单可能会导致一种特殊的分类，但该作者未作进一步说明。

因此，或许要提出各种分类依据的等级问题。实际上，区分一下应当根据哪些特征来确定科，根据哪些特征来定族、属和种大概是可取的。

植物学家主要以所谓的“轮生枝”和繁殖器官的特化现象作为分类依据。古生物学家则很难不加修订直接采用这些分类依据，因为并非所有的化石仍然保存这些特征。

下面按照 Pia (1920) 列举时的顺序来探讨一下古生物学的分类标准。

(2) 原植体钙化的轮廓

1) 主轴的分枝 主轴的分枝和这些分枝的“分叉”是定义古生代属的两项主要特征。

分裂原植体见于绒枝藻目的现代种：*Cymopolia barbata* 的原植体由一系列钙化的节或节片组成，在这些节之间生有次级轴。

Cymopolia (见于白垩纪以来) 见不到最终的分裂，它的原植体在沉积物中呈孤立的节存在，因为这些节之间的连接部位未钙化或仅微弱钙化。

现代的绒枝藻种类的原植体分裂现象似乎不是一项重要特征：同一个属中实际上可能包括一些原植体分裂的种 (*Cymopolia barbata*, *Dasycladus ramosus*) 和另外一些原植体不分裂的种 (*Cymopolia vanbossae*, *Dasycladus vermicularis*)。但这项特征未列入 *Cymopoliae* 族的定义 (Valet, 1969)。

2) 原植体的不同形态 按照 Pia 的意见，原植体的主要形态为：第一，“棍棒状”(或圆柱状) 类型，简单或具有分枝；无节状；例如 *Macroporella*, *Gyroporella*, *Vermiporella*。

rella; 第二, 有节状, 如 *Teuloporella nodosa*; 第三, “串珠状”类型, 简单或分叉: 包括具有可以活动的球形或圆柱状关节的各个种, 例如 *Cymopolia*, *Mizzia*。

按照 Pia 的意见, 关节的活动性有助于区分“棍棒状”类型和“串珠状”类型。古生物学家看来很难应用这项标准。

第一, “棍棒状”类型: 头部与颈部之间没有清晰界线的, 如: *Palaeodasycladus*, *Dactylopora*, *Petrascula*; 由圆柱状的颈和球形或卵圆形的头构成的, 如: *Conioporella*,

第二, “球状”类型: 最后一级分枝的末端位于球的表面, 如 *Goniolina*, *Cyclocrinus*;

第三, “伞状花序”类型, 如 *Acetabularia*, *Orioporella*。

3) 同物异形现象 据 Valet 报道 (1968), 在实验室培养的藻类中常可以见到许多同物异形现象。这种同物异形现象有时可以见于自然条件之下, 表现出绒枝藻目的巨大形态变异性, 并且突出地表现了其现代种之间的相似性。

原植体的各个部分可以发生多种多样的变化: 主轴、分枝和繁殖器官都可以发生变化。

植物学家的实验和对于自然界的观察都表明, 在可以比较的形态之间可以看到一定的变异性, 无论是属或是种都是这样。当然, 古生物学家只能考虑形态属和形态种, 但是上述的观察结果应当促使我们不但在使用鉴定特征时要当心, 而且在根据少量材料或样品建立新的分类单元时也要当心。

4) 应用原植体形状进行分类。原植体形状的特征在 Pia 规定族和亚族时起一定作用, 但它不是唯一的标准, 因为同样一种原植体形状可以见于几个族。此外, 在同一个属中的各个种也可以有不同的原植体形状(如 *Diplopora clavaeformis* 呈棍棒状, 而 *Diplopora helvetica* 则呈杆状)。

第三纪和现代的属也是如此。

虽然已有若干作者通过对现代种类的观察, 采用原植体的形状作为定义族的一个因素。但在实际上, 除了定义种之外, 当进行绒枝藻类的系统描述时过分注意原植体形状特征则被认为是不妥的。

(3) 原植体大小

似乎正是 Pia 在 1920 年将绒枝藻科的度量工作“标准化”了, 尤其是他创造了一套符号来表示不同的参数, 有助于简化描述工作。

当代的作者常使用这一套符号。但是, 有若干参数似乎不同程度地废弃了, 另一些参数的意义则变狭了。这一套符号陆续补充了一些新的参数。

如果研究一下 Pia (1920) 对于三叠纪的绒枝藻目的研究工作, 那么值得注意的是, 这位作者只是偶然利用这些度量数据来区分种。此时他总是把度量数据与形态描述结合在一起。这方面可以举出许多例子。

所以, 在一定的条件下可以把度量数据作为定种依据。但是这时也不能过分单纯考虑度量数据。

(4) 原植体钙化作用的其它特征

1) 碳酸钙的性质 构成现代活的绒枝藻目外鞘的碳酸钙是霰石。

过去的情况如何呢? 虽然有些第三纪绒枝藻类保存了霰石结构, 但大量的绒枝藻化

石则呈方解石晶体存在。这种方解石晶体可能不是这种绒枝藻的原生构造，而是文石重结晶的产物。

然而，化石种是否原生都是文石呢？除了由周围环境决定的保存方式之外，有时似乎可以见到一些特殊的种具有微晶碳酸钙，在光学显微镜下略呈黑色。*Konickopora* 和 *Macroporella sellii* 就是这样的两个例子。在这种情况下所看到的方解石是原生的吗？

有一些种，例如 *Clypeina jurassica*，是由垂直于原植体不同部分表面的纤维状方解石沉积物构成的。对这种情况似乎也很难理解，现代有什么机制会形成这种构造呢。

2) 钙化程度 钙化程度会影响对绒枝藻分类的了解。事实上，各个化石的构造保存状况受到藻体各个部分钙化程度的严格控制。

根据植物学家的研究，同一个现代种，钙化作用的程度可因环境而异：*Puiseux-Dao* (1963) 和稍晚的 *Valet* (1969) 研究人工培育的钙藻，得到了同样的结果：“……当环境适宜时，在培养过程中几乎不发生什么钙化作用。当环境变劣时钙化作用增强，在光线强的时候更是这样”。钙化作用的程度似乎还与群落生境有关。但有时也根据钙化程度来区分一些现代种。伞藻 (*Acetabulariae*) 族就是如此：*Acetabularia schenckii* 的囊在该种特有的钙质体内互相连接；其生殖盘则完全钙化。同样，在 *Halycochine* 类群中，*H. spicata* 的囊较少，更重要的是该种具有大块的钙质体把这些囊连在一起；该种根据这两项特征显然可以与 *H. wrightii* 相区分。

即使在同一层位中发现的化石，也可以见到钙化程度的变化：

第一，在同一个体中，不同的轮生枝钙化作用的程度不一样（有些轮生枝组的钙化程度远比其它组轮生体弱得多），例如 *Larvaria reticulata*；

第二，同一个种的不同个体之间钙化程度也不一样（能育囊的钙化情况不一样），例如 *Neomeris arenaria* (Genot and Poignant, 1974)。

L. 和 *J. Morellet* (1913) 警告说，完全依赖钙化作用而进行的古生物学研究，“不可避免要发生错误。因为同一株植物的不同部分可以有不同的钙化程度，并且不同的植物（即使其系统发生的来源不同）也能产生类似的钙化作用”。尽管如此，第三纪的一些种就是根据钙化作用的特征来区分的（例如 *Neomeris*），而没有复原藻体本身形态。

根据最近对于现代种的研究结果，看来不同个体之间钙化程度的差别，确实可能有一部分是由于生态环境不同引起的。基本上根据钙化程度来进行种的系统分类，看来是错误的。

3) 钙化作用的形态特征——节。Pia 在“外部节”的标题下，概括出几种特征：

第一，裂片状：若干轮生枝之间有钙化作用中断的现象，如 *Physoporella pauciflorata*；

第二，环状：钙化的轮生枝之间有沟，因而钙藻由一系列的联结物构成，每一节包括一个或若干个轮生枝，如 *Neomeris annulata*；

第三，全环状：“鞘分成可以活动的节，同时形成若干轮生系列” (Pia)，例如 *Teutloporella nodosa*, *Cymopolia*。

所谓的“内部节”即是钙质沉积物向内部轴腔周期性伸展，例如 *Palaeodasycladus mediterraneus*。

事实上，除了全环状之外，所有的这些名词都不是真正代表联结物，看来可能描述了

假的特征。这种假特征依赖于形成化石的个体的保存状况和钙化程度。所以这几个名词只能用来补充描述细节，而不能据此分种。

总之，节可以定义为原植体的一个特殊部位，在那个部位因为钙化作用受限制或者未发生钙化，将钙质鞘分成若干节片或节。其中每个节片或节可以有一定程度的变化。例如 *Cymopolia*, *Mizzia* 和 *Teutlosporella nodosa*。

4) 钙质鞘的内部构造。目前广泛用来表示钙质鞘内部的“轴细胞”一词，错误地解释了藻类的实际生物学情况，因为每一个个体都是单细胞的，并且主轴和分枝之间呈连续性。

我们建议在描述化石种类时使用“主轴”和“轴腔”这两个词：主轴(亦称为轴管)是“最初由固着于底质上的根状体上生成的那一根管”(Valet, 1968)，在某些化石种类中，可以见到限定藻体轴管范围的钙化物保存得非常完好(例如 *Neomeris fragilis*)；当不钙化或钙化程度低时，应当使用“轴腔”一词，由于在化石形成作用时，藻体的若干组成部分，如主轴和一级分叉都消失了(例如 *Neomeris scrobiculata* 和 *N. arenularia*)。

(5) 分叉的形态

Pia (1920) 曾使用过“枝”、“毛孔”和“吸收的不育毛”等词。对于“枝”一词而言，用“分叉”一词来代替可能较为正确，因为后一词与高等植物无关，并且被 Valet (1969) 用于现代绒枝藻的种。在连续分叉时就使用原始分叉或一级分叉，次级分叉或第二级分叉等词。

“毛孔”一词系指与穿过包围轴腔的钙化鞘相对应分叉的通道空隙。

另一个，“吸收的不育毛”一词则很难使用。Pia 用这个词来表示“分枝或分枝的分叉，其作用是吸收碳酸……”。

植物学家还使用毛胚层一词，其涵义为“分枝状的透明体，短毛”(Valet, 1968)。这种构造不能保存为化石。有时假定古老的种中存在着这种构造(如 *Tersella*，见 Morellet, 1951，“原生质毛”)。

Pia 用几种分类名词来区分分叉的形态：

第一，“具皮型”分叉一词系指向外方加粗以形成外皮层的那种分枝。

第二，“囊泡”型分叉用于与具皮型分枝相似，但其远端迅速膨大以形成圆泡的那种分枝。

第三，“具毛型”分叉表示其分叉向外方变细，末端渐渐变得很细，呈毛发状，如 *Teutlosporella* 和 *Neomeris* 的末端分叉都是这样。

第四，“梨状”分叉类型与上一类型很相似，但具细长的末端，分枝的基部远比末端粗大，如 *Physoporella*。

第五，Pia 用“具顶型”分叉一词来表示末端既不尖削又不膨大的分枝。因此，这个词既可以用于末端有短尖的分叉，又可以指末端钝圆的亚圆柱状分叉。

从另一角度来看，“圆形”分枝一词可能不合词源学，因此不太确切，也不代表确定的几何形态。此外，这个词也不太常用。

引入新词来表示分叉形态的其它变化细节似无必要在此赘述。

分叉上可能具有一个或一个以上的变狭之处，此处不发生二分叉，如 *Palaeodasy-cladus*。分叉上也可能具有局部的轴分裂(如 *Dinarella kochii*)。

当描述化石种的末端分叉形态时，应指出分叉的远端是否保存，或者是否不能看到：
1) 在远端保存的情况下(闭孔)，分叉的形状可以正确地复原(如 *Gyroporella* 和 *Palaeo-*

eodasycladus); 2) 在见不到分叉的远端时(开孔),倘若分叉的末端因为未曾钙化或被风化破坏而没有保存下来,则只能大致估计分叉原来形状。

分叉形态的分类价值各不相同。例如 Pia 就根据样品的不同,认为分叉的形态有不同的分类价值:

第一,具有“族”一级分类价值,如环毛藻族 Cyclocrinae 具有“具皮”型分叉,形成一个皮层的薄片。

第二,具有属一级分类价值,如 *Gyroporella* 属以囊泡型的分叉为特征。

第三,具有种一级分类价值,如 *Diplopora* 属的各个种具有“具毛型”分叉(*D. annulatissima*),“具顶型”分叉(*D. hexaster*)或者“具皮型”分叉(*D. praecursor*)。

有时,分叉形态不同的两个变种(*trichophora* 和 *vesticulifera*)被归入同一个种内(例如 *Diplopora uniserialis*)。

(6) 第一级分叉的分布

1) 分类。分叉可以沿原植体轴向作各种分布,甚至沿着最佳的平面轮生。

轮生枝是一组分叉,其插入点沿主轴对称分布,位于垂直主轴的同一平面内。这种分布方式有规律地重复。

Pia (1912 和 1920) 创造了下述词汇以区分各种分叉排列方式:

非轮生式(aspondyl): 分叉的位置没有规律,如 *Gyroporella*。

正轮生式(euspondyl): 分叉位于最佳平面内,轮生,如 *Clypeina*, *Salpingoporella*。

复轮生式(metaspondyl): 分叉规则排列,呈束状,如 *Diplopora*。

应当指出,具有轮生枝的复轮生式不过是正轮生式的一个亚类。此外,这后一种类型还可以分为单轮生和多轮生。单轮生: 各轮之间紧靠在一起如 *Salpingoporella*, 或彼此远离如 *Clypeina jurassica*; 多轮生: 单轮生分枝成组靠在一起,这些组沿轴向规则分布,如 *Likanella*。

复轮生式的分叉分布于若干个平面中,但这些分叉在主轴上的插入点则全位于同一个平面上。复轮生式不应与正轮生式混为一谈。正轮生式的许多分叉彼此靠近,沿轴线成组分布(如 *Linkanella*)。

当分叉很多并且互相靠近时,有时难于确定一株藻类究竟是属于非轮生式还是正轮生式,譬如有些 *Macroporella* 种类就是这样。此外,还专门使用了纵生式(mesospondyl)一词,用以表示分叉沿纵向成排地排列。

某些种因为藻体远端和近端轮生枝的形态不同,因此可以分出不同的“区”。例如球孔藻族(Coniporae)(如 *Petrascula*)。

2) 根据分叉位置进行分类。在 Pia 的分类中,分叉的位置是一项重要特征。事实上,可以指出,在前三个族的定义中(Cyclocrinae, Primicorallinae 和 Dasporellae)非轮生式是一项重要标准;但是, Pia 又把非轮生式(*Macroporella*)、正轮生式(*Actinoporella*)或复轮生式(*Diplopora*)的种类放在同一个双孔藻(Diploporeae)族中。

一个种只有一级分叉还是有级数较高的分叉,这是确定族时所依据的另一项特征(Teutloporellae, Diploporeae);但在同一个族中既可以见到只有原始分叉的种类,又可以见到具有两级分叉的种类。

最后,一个属中可能既有非轮生式的种,又有正轮生式的种: 如 *Macroporella*, *Te-*

utloporella。

(7) 繁殖器官

至少就绒枝藻目的化石而言,除了第三纪之外,这方面的观察相当少。第三纪的绒枝藻化石有许多种类具有繁殖器官,常常可以与现代种类的繁殖器官相比较。至于其它的种类,有时主要是靠解释(甚至是靠想象):主轴或分叉的相对大小常常是判别所研究的藻类属于内孢型或枝孢型的唯一“证据”(Elliott, 1972)。

最后,应当重复一下这样一个明显的事:古生物学的研究必然局限于纯粹的形态学观察,尤其是原植体中司繁殖功能的组成部分的位置特点。

1) 繁殖器官的位置及意义。Pia (1920) 建议用三个词来描述“孢子”所生长的不同位置:

第一,“内孢”型 (endosporate): 最原始的绒枝藻科的“孢子”,形成于轴细胞中。

Valet (1968) 曾经提及,在现生的伞藻 (Acetabulariae) 族中曾见到过内生孢子,他还亲眼见到过人工培养的植物体内存在着这种内生孢子。按照他的意见,这不应当看作是一种偶然现象。

第二,“枝孢”型 (Cladosporate),“包括所有起孢子囊作用的轮生枝。”

第三,“离孢”型 (Choristosporate):“在轮生枝的侧方或远端形成单个的孢子囊。这些分散的孢子囊内产生孢子”。

描述新种的作者已经普遍采用了这些名词,即使各人使用的涵义可能还不统一。然而,例如 Morellet 兄弟,在他们关于第三纪的绒枝藻科的重要著作中却未曾使用过这些名词。

总之,从严格的古生物学角度出发,可以用下列方式进一步阐明绒枝藻目繁殖器官的问题。

存在着两种基本可能性:

第一,包囊(孢子)可以位于主轴上。这种位置见于比较古老的化石种。但有趣的是,这个现象在现代的绒枝藻目中虽不多,但也并非偶然现象。

第二,能育囊产生包囊,或者不产生包囊。这些能育囊总是对应于某一级分叉。因此又产生了下列几种情况:

第三,所谓的“离孢型”一词不应使用,至少是不应按照 Pia 所规定的那种涵义使用。

第四,Pia 关于孢子囊生于末端位置的想法也应当摒弃;因为这些孢子囊是分叉的,它们或者位于侧方,或者附属在分叉端部。但是,如果仍旧把能育的囊当作变形的分叉,那么从古生物学的角度看来,就可以把分叉分为两种:一种仅仅是机能有变化,另一种则不但机能改变而且形态也改变了。

因此,要考虑有不同的类型:

包囊位于主轴上,如 *Diplopora*

能育囊	{	强烈变形的分叉	{	具包囊: 如 <i>Acicularia jodotella</i>
				无包囊: 如 <i>Cymopolia</i>
	{	微弱变形的分叉	{	具包囊: 如 <i>Triploporella fraasi</i>
				无包囊: ? (在古生物学上尚未发现)

2) 以繁殖器官作为鉴定特征。按照 Pia (1920) 的意见,繁殖器官参与分类,尤其

是族一级的分类。

Pia 在他的三叠纪属的定义图表中，根本不应用繁殖器官的特征。然则在种一级上，譬如在 *Diplopora* 属中，Pia 却确实指出过：“繁殖器官或为内孢型，或为枝孢型，二者可以存在于同一个种内”。

在 Morellet (1913, 1922, 1939) 所采用的第三纪化石的分类中，对于繁殖器官很重视。第三纪的大多数属可以根据下列特征加以区分：在一个轮生枝中具有不育的分叉和能育的囊；繁殖器官的位置和形状。

次级不育分叉和繁殖器官的相对排列位置，从一个属到另一个属可以有很大变化，并且按照 Morellet 兄弟的意见，成为区分一些属的标志（例如 *Neomeris* 和 *Larvaria*）。

Valet (1969) 提出了一些二分叉的检索表，表中繁殖器官的特点对于确定属和种一级的分类起着重要作用。

由此，可以看到在使用这项繁殖器官作为分类依据方面存在的一些混乱。

3. 结论

经过化石化作用之后保存下来的东西，是古生物学中应当加以考虑的唯一内容。植物学家和古生物学家之间之所以没有共同语言，主要是因为他们对于化石化作用的认识不一致。现代的绒枝藻目构成一个残留生物类群，应当强调现代绒枝藻目的分类形态特征，这些特征可以直接用于常见而数量多得多的藻类化石。值得指出的是，Valet (1968—1969) 应用这些形态特征来描述现代的绒枝藻目这一点是有意义的。

(1) 分类标准的实际运用

每项分类特征似乎都可以用于不同的分类等级；但是，如果我们采用前面几页所建立的标准，就会出现重要性递减的三类标准。很明显，我们是想建立这些分类标准的某种顺序，并不打算硬性地、生搬硬套地用这些分类标准。

- 1) 首先应当是第一级分叉的排列；此项特征的重要性足以用来确定科。
- 2) 其次是原植体的轮廓（分节，……），分叉的形态和级序，以及繁殖器官。按照前面讨论过的情况，这些特征可以确定从属到亚科的分类。

3) 最后，原植体大小、钙化的性质和程度，以及钙质鞘的内部分布，至多是种的特征。

我们已经探讨了 Pia (1920) 提出的古生物学分类标准。在 Pia 渊博的著作中，他分类标准的巨大优点是把当时对于钙藻已有的全部知识都清晰地表达出来了。我们应当赞赏他的精明能干和综合能力，尽管在前面的回顾中已经申明，我们不能接受他的全部观点。遗憾的是，以后的一系列作者不认为应当对于 Pia 所提出的名词、种系发生和分类持适当批评的态度。随着钙藻化石知识和有关分类问题的一系列观点的进展，本来应当逐步修订分类并且更严格地制订鉴定特征。然而，今天却发现我们有一个不合逻辑的、吓人的人为分类。这正是“牵一发而动全身”。

[齐文同 译]

参 考 文 献

- Bassoulet, J.P., Bernier, P., Deloffre, R., Genot, P., Jaffrezo, M., Poignant, A.F., Segonzac, G.: Réflexions sur la systématique des Dasycladales fossiles. *Geobios* 8(4), 259–290 (1975).
- Elliott, G.F.: Lower Paleozoic green Algae from southern Scotland and their evolutionary significance. *Bull Brit. Mus. (Nat. Hist.)* 22, 4, 355–376 (1972).
- Emberger, L.: Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Paris: Masson 1944, 492 pp.
- Emberger, L.: Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Paris: Masson 1968, 758 pp.
- Endo, R.: Phylogenetic relationships among the calcareous Algae. *Endo comm. Vol. 1 Sci. Rep. Saitama Univ., Ser. B*, 1–52, 17 pl., 7 figs. (1961).
- Genot, P., Poignant, A.: Contribution à l'étude, au microscope électronique à balayage, des Dasycladacees de l'Eocène du Bassin de Paris. *Rev. Micropal.* 17, 2, 66–74 (1974).
- Johnson, J.H.: Limestone building algae and algal limestones. Colorado School Mines, 297 pp. (1961).
- Kamptner, E.: Über das System und die Stammesgeschichte der Dasycladaceen (Siphonae Verticillatae). *Geol. Paläontol. Ann. Natur. Mus. Wien* 62, 95–122 (1958).
- Kochansky-Devidé, V., Gušić, I.: Evolutions-Tendenzen der Dasycladaceen mit besonderer Berücksichtigung neuer Funde in Jugoslawien. *Paläontol. Z.* 45, 1/2, 82–91 (1971).
- Morellet, L., Morellet, J.: Les Dasycladacees du Tertiaire parisien. *Mém. Soc. Géol. France* 47, 43 pp. (1913).
- Morellet, L., Morellet, J.: Nouvelles contributions à l'étude des Dasycladacees tertiaires. *Mém. Soc. Géol. France* 25, 2, 35 pp. (1922).
- Morellet, L., Morellet, J.: Tertiary siphonaceous algae in the W.K. Parker collection with description of some Eocene Siphonae from England. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 55 pp. (1939).
- Pia, J.: Neue Studien über die triadiischen Siphonae Verticillatae. *Beitr. Paleontol. Geol. Öst. Ung. Orients* 25, 25–81 (1912).
- Pia, J.: Die Siphonae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide. *Abhandl. Zool. Bot. Ges.* 11(2), 1–263 – Transl. M. Gubler, I.F.P., ed. Technip, 1961 (1920).
- Puiseux-Dao, S.: Les Acétabulaires, matériel de laboratoire; les résultats obtenus avec les Chlorophycées. *Ann. Biol.* 2 (3–4), 99–154 (1963).
- Valet, G.: Contribution à l'étude des Dasycladales. 1. Morphogenèse. *Nova Hedwigia* 16, 21–82 (1968).
- Valet, G.: Contribution à l'étude des Dasycladales. 2. Cytologie et reproduction. 3. Révision systématique. *Nova Hedwigia* 17, 551–644 (1969).

晚古生代的钙质红藻*

[美] J. L. 雷伊

1. 引言

本文的第一个目的是开列一张晚古生代(泥盆纪一二叠纪)属于、或者据信属于海生钙质红藻的重要分类单位名单。其次要探讨一下可能的演化途径及其时空分布。然后,本文还要讨论一下晚古生代钙藻在解释碳酸盐相时的沉积岩石学和成岩作用方面的一些问题。

从地质学的角度来看,现代海生钙质红藻属于珊瑚藻科(*Corallinaceae*)和鳞叶藻科(*Squamariaceae*),是重要的造礁骨架和重要的沉积物制造者,其地理分布广,深度范围大。钙质红藻常常保存成为化石,因为它们在细胞壁内分泌碳酸钙,故而具有完全钙化的骨骼。遗憾的是,现代钙质红藻的地质记载只能肯定地回溯到中生代中期。所以,对于古生代红藻的系统发生研究必然充满很多疑问,因为这些化石是一个绝灭的类群,与现代的分类单位之间的关系不详。

假定归属于钙质红藻门的化石,尽管其归属和分类均成问题,却是多种多样的,并且在某些地方构成了晚古生代岩石记录的重要组分,因而对于地史学的许多方面具有潜在的重要性。这篇综述试图回顾一下这方面的现代知识。

2. 分类和描述

现生的钙质红藻与古生代假定为红藻的种类之间的关系还不能肯定,所以这些化石需要一种稳妥的分类方案。关于零星分布的少数种类的片断资料构成一个分类系统的情况太多了,而在事实上,全部的资料甚至还不足以确定这些化石之间的大致关系。对于许多古生代红藻总的亲缘关系的主要争论,常常是对于它们是植物还是无脊椎动物的争论。这足以使我们小心谨慎。

除非能够证实化石红藻与现代藻类之间相当肯定的分类学上的亲缘关系,否则分类对于了解进化谱系或者根据与现存种的习性类比来恢复化石种类的生活环境范围,都没什么实际意义。既然缺乏关键性的资料,那么看来更为重要的就应当是建立地质学研究所需的经验分类,而不是拼命追求使这些分类符合逻辑、完整,并且近似现代种类分类的一纸计划。

对于现生的和已保存成化石的绝灭钙质红藻类群的分类当中,得到公认的分类方案为:

红藻门 *Rhodophyta*

* 原题“Late Paleozoic Calcareous Red Algae”,作者 J. L. Wray。

红藻纲 **Rhodophyceae**

红藻亚纲 **Florideae**

隐丝藻目 **Cryptonemiales**

管孔藻科 **Solenoporaceae**

裸松藻科 **Gymnocodiaceae**

鳞叶藻科 **Squamariaceae**

珊瑚藻科 **Corallinaceae**

已绝灭的管孔藻科和裸松藻科的肯定代表见于晚古生代。据信为现代的珊瑚藻科和鳞叶藻科祖先的种类比较普遍，但它们和现代种类之间的关系尚未肯定。其它亲缘关系不定的属置于非正式的分类单位，以供这次讨论之用。

(1) 管孔藻科

管孔藻类可能是争议最小的晚古生代钙质红藻。归入 *Solenopora* Dybowski, 1878 属和 *Parachaetetes* Denninger, 1906 属的那些种是此科最常见的广泛分布的代表。泥盆纪、早石炭世(密西西比系)和二叠纪的地层中，常描述这两个属的化石。*Parachaetetes* 最近才有产于美国的晚石炭世(宾夕法尼亚系)地层的报道(Heckel, 1975)。以前不知道美国有管孔藻科的分子。较为次要的是，描述过 *Pseudochaetetes* Haug, 1883 石炭纪的种，还有 *Pycnopodium* Yabe and Toyama, 1928 曾报道于二叠纪(Endo, 1956)。

Johnson (1960) 评论过古生代管孔藻科的特征。嗣后，Elliott (1965 和 1973) 讨论了这个科的形态特征，其中包括新生代种类的繁殖器官。但是，在古生代的种中未曾发现过肯定的繁殖器官。一般都一致认为，管孔藻科的细胞结构原始，与现代的珊瑚藻科有明显区分，虽然管孔藻科可能是真正的珊瑚藻的祖先类族。

(2) 裸松藻科

裸松藻科的两个属 *Gymnocodium* Pia, 1920 和 *Permocalculus* Elliott, 1955 见于二叠纪。这个已绝灭科的代表分子中，有的种类接近于粘皮藻科(*Chaetangiaceae*)中微弱钙化的现代 *Galaxaura* 属。此科化石在二叠纪的碳酸盐相沉积物中呈碎片出现，有些地方常见到。

(3) 鳞叶藻科的祖先

鳞叶藻科的化石存在于整个新生代，据报道 *Ethelia* Weber van Bosse, 1913 属则早在早白垩世地层已有发现。现在有证据表明，这个钙质红藻门的科产生于晚古生代。对于全新世鳞叶藻科分子与二叠纪标本的比较研究表明，晚古生代的一些“叶状藻”与鳞叶藻科可能有亲缘关系(Wray 等, 1975)。这项结论是根据可以比较的外形特征、重结晶原植体内部的残余构造和有关的成岩构造等项特征，比较研究了全新世和二叠纪的标本之后作出的。因此，人们相信现代的钙质鳞叶藻类是晚古生代某些叶状藻类的后裔；并且从鳞叶藻类的准稳定的霰石矿物学成分，可以说明与之对应的古生代种类所处的环境条件普遍发生了变化。现有的资料不足用以描述古生代的种类。

(4) 珊瑚藻科的祖先

在晚古生代红藻之中，分化最强并且最普遍的类群当中，包括与珊瑚藻科分子很相似的种类。这些化石不但对于了解现代钙质红藻的起源和演化问题非常有用，而且有些

化石是广泛分布、数量丰富的岩石组分，对于碳酸盐相的沉积作用有相当大的影响。

Archaeolithophyllum Johnson, 1956, *Cuneiphycus* Johnson, 1960, *Katavella* Chuvashov, 1965, *Tharama* Wray, 1967 和 *Lysvaella* Chuvashov, 1971 等属是这种人为分类类群的重要分子。从形态学看来，这些属均以细胞组织发育良好为特征。*Archaeolithophyllum*（早石炭世一二叠纪）和 *Lysvaella*（二叠纪）的组织分化为基层和围层，并且繁殖体嵌在围层组织中。*Cuneiphycus*（晚石炭世）的组织未分化，由大细胞构成，未见到繁殖构造。原先以为 *Cuneiphycus* 具有分节的原植体，现在则知道该属具有脆硬的分枝习性。泥盆纪的 *Katavella* 属的原植体不分节，呈圆柱状，组织分化为棱柱状细胞和外部的繁殖器官。*Tharama*（泥盆纪）显然未分化的组织由很小的方形细胞构成，好似同轴的基层组织。按照 Riding 和 Wray (1972) 的意见，*Tharama* 类似 *Epiphyton* 和其它属于灌木藻科 (Epiphytaceae Korde, 1959) 的早古生代属。灌木藻科已被归入红藻，它和所谓的“珊瑚藻的祖先”之间的关系不详。

Archaeolithophyllum 从形态看来是珊瑚藻祖先这一类群中最进化的属，同时还是最丰富、地理和地层分布最广的属。对于保存完好的标本进行详细的形态研究，有可能肯定这个晚古生代重要藻类的真正系统分类位置。

(5) 晚古生代的其它红藻

这里要讲的这个分类单位包括 *Ungdarella* Maslov, 1950; *Komia* Korde, 1951; *Foliophycus* Johnson, 1960; *Stacheia* Brady, 1876; *Stacheoides* Cummings, 1955 和 *Aoujgalia* Termier et Termier, 1950。一般认为这几个属是有关系的同族类群，尽管这些化石在植物学方面的亲缘关系一直存在很大疑问。上述各属的共同特征是有纤维质的体壁构造，没有清晰的细胞组织，没有保存繁殖器官。这几个属有时被归入红藻的翁格达藻科 (Ungdellaceae, Maslov, 1956)。

这些化石看来可以分为两个类群。一个类群包括 *Stacheia*, *Stacheoides* 和 *Aoujgalia* 另一个类群包括 *Ungdarella*, *Komia* 和 *Foliophycus*. *Stacheia* 类群的时代限于早石炭世，继之以中石炭世的 *Ungdarella-Komia* 类群。*Stacheia* 这一类群曾被认为是有孔虫，因其体壁构造不同于古生代有孔虫的典型构造，所以这一类化石又经常被归入红藻 (Petryk and Mamet, 1972)。另一方面，Wilson 等 (1963) 和 Wilson (1969) 则作出了 *Ungdarella* 和 *Komia* 是层孔虫的结论，但是他们的解释没有得到公认。最近，晚古生代的这些微体化石连同一些其它化石则被列入了钙质海绵 (Termier 等，见本书)。

虽然对于这些化石的分类有很大分歧，但有若干属是晚古生代碳酸盐沉积物的常见组分，可以产于滩状沉积物中。许多种类的地层分布范围很短，因而在对比地层和确定时代方面是很有用的。

(6) 重新解释的红藻

澳洲西部晚泥盆世的 *Keega* Wray, 1967 属，原来描述时作为亲缘关系未定的红藻，但可能属皮壳状的珊瑚藻科。这种化石的组织分化清晰，繁殖器官类似现代的 *Lithophyllum* 属。但是，后来对采自阿尔伯达省标本的研究 (Wray and Playford, 1970)，使人怀疑 *Keega* 不是藻类。

Riding (1974) 不但详细地研究了加拿大的 *Keega* 标本，而且还详细地研究了该

属的典型标本。结果他重新把这种化石看作是层孔虫，属于 *Stachyodes* 属，特别是因其成片状形态的底层与普通的枝状形态相反。Riding 指出，*Keega* 化石的内部构造或“细胞组织”，乃是原生的宏观构造与成岩变化了的微观构造结合的产物。并且 *Keega* 的所谓“生殖窝”乃是层孔虫体内构成分枝状网格的许多管的偶然切面。

可以认为对 *Keega* 的这种重新解释是正确的。这种重新解释是重要的，因为以前假定这种藻类属于最早的“珊瑚藻祖先”之一，并且还是构造最进化的种类之一。现在看来是石炭纪和二叠纪的 *Archaeolithophyllum* 属占据了这个位置。

(7) 可疑的红藻

若干晚古生代的种类被认为是可疑的红藻，但这里只讨论三个属。

Archaeolithoporella Endo, 1959 (二叠纪) 呈皮壳状层理的习性是众所周知的，原先描述其形态近似于现代的 *Lithoporella* 属。但 Babcock (1974) 根据全型标本的重新研究和晚二叠世新标本的研究，指出 *Archaeolithoporella* 是一个很简单的片状构造，没有细胞。他得出这样的结论：现在没有形态学的证据来判断这种化石在珊瑚藻类红藻中的分类位置；但是，据信这种化石是有机成因的，可能是藻类。这是一项重要的重新解释，因为在文献中已经把这个属名固定地列入皮壳状珊瑚藻类红藻化石。

Litostroma Mamet, 1959 (石炭纪) 和 *Stenophycus* Fenton, 1943 (泥盆纪) 均列入亲缘关系未定的红藻。这两个属均无大量产出或广泛分布的报道，因此，不知道这两个属作为晚古生代假定的红藻植物有什么价值。

(8) 进化模式

Lemoine (1911) 提出，现代的皮壳状珊瑚藻科 (Corallinaceae) 的两个主要形态分枝，即石枝藻亚科 (Lithothamniae) 和石叶藻亚科 (Lithophylleae) 是由管孔藻科 (Solenoporaceae) 演化而来的。Johnson (1960)、Maslov (1962) 和 Wray (1970) 后来提出的进化模式，修改了 Lemoine 的原始进化模式，以包括晚古生代的“珊瑚藻祖先”属。虽然细节不同，但每个模式均表示石枝藻亚科在中生代早期由 *Solenopora* 属演化而来，并且石叶藻亚科和有节的珊瑚藻类在古生代中期由 *Parachaetes* 演化而来，中间经过了晚古生代的“珊瑚藻祖先”。

Chuvashov (1971) 提出了古生代红藻门的另一个进化模式。灌木藻科 (Epiphytaceae) 在寒武纪开始了这个演化系列。灌木藻科的代表产生了泥盆纪的卡塔夫藻科 (Katavellaceae)，后者则又在石炭纪和二叠纪演化成珊瑚藻科，其代表是 *Archaeolithophyllum* 和 *Lysvella*。晚古生代的翁格达藻科被认为是与这个演化系列平行发展的，因为其形态完全不同。同样，管孔藻科也被认为是一个孤立的绝灭演化旁枝。

Korde (1973) 提出了一个很详细的寒武纪红藻分类方案。这个分类方案建议将红藻门分为两个新纲，六个新目和十七个新科。以前建立的管孔藻科和灌木藻科也纳入了新的分类系统。然而其它的晚古生代红藻与这些早古生代类群可能有什么关系则不得而知。

承认晚石炭世和二叠纪可能的“鳞叶藻祖先”，就使得被认为是红藻的化石可能的进化模式增加了另外一条系统发生途径。然而“珊瑚藻祖先”和“鳞叶藻祖先”的特征全都不够明确，无法确定这些化石在珊瑚藻科和鳞叶藻科中的分类位置。三叠纪和早侏罗世显然缺少这两类钙藻化石，这对于建立从现代一直上溯到晚古生代的连续演化谱系也是一

个问题。此外,若干珊瑚藻的祖先属的发生情况记载太少,甚至不足以了解这个类群内部各分类单位之间的关系。

总而言之,还需要更加广泛的研究和更多的新发现,以便更进一步确定晚古生代钙质红藻与现代种类之间的关系。因为这些化石藻类的分类不肯定,就很难提出有意义的进化谱系,至多只能根据能够得到的时代分布资料提出建议和假设的系统发生关系(插图1)。

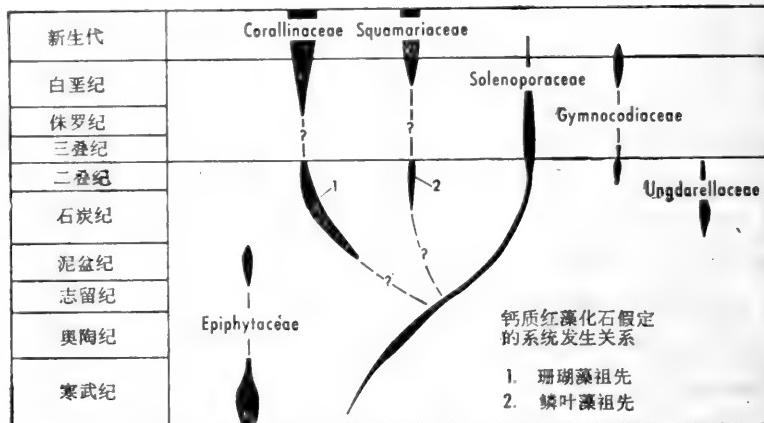


插图1 推断为钙质红藻化石类群的系统发生关系。

3. 时间和空间分布

晚古生代红藻的时空分布可以比其假设的系统发生论述得更客观些。一般而言,这些化石的时代分布和空间分布均有很大变化。有些属在几个大陆上都有许多产地报道,

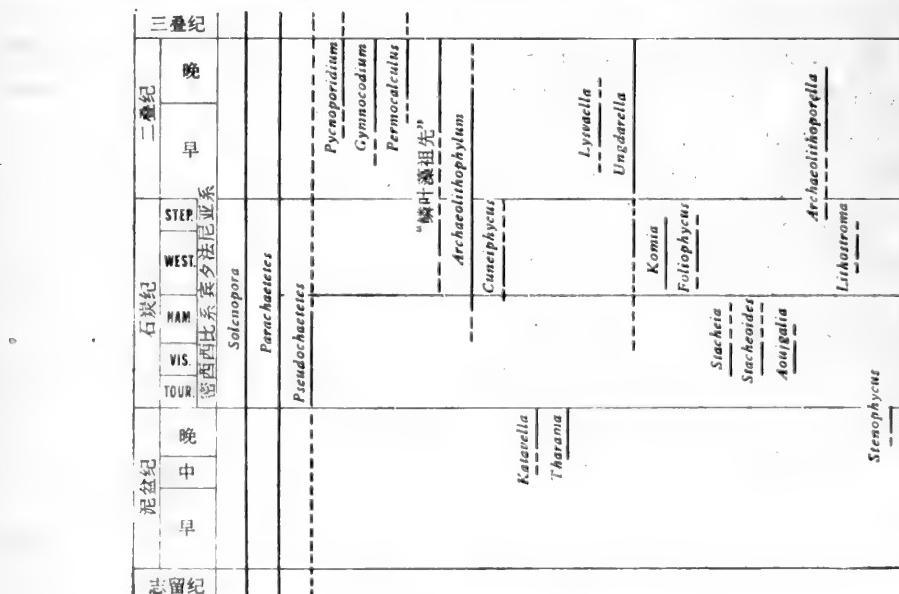


插图2 晚古生代被认为是钙质红藻分类单位的时代范围。

时代范围是近似的并且是根据若干来源不同的资料作出的。

因此以地理分布广泛著称。另外一些种类的分布地区看来局限得多，但这种结论也可能是因为化石产出的记载不充分而造成的误解。

本文所讨论的属在晚古生代期间的时代分布列于插图2。晚古生代的大多数属被认为是长时限的属。只有若干翁格达藻例外，具有确定地层时代价值。另一些时限范围短的属仅见于少数产地，因此认为这些属的时代分布资料不充分。

4. 古环境分布

晚古生代红藻对于解释沉积环境非常重要，因为它们大量出现并且看来是局限于特定的沉积相内的。古生代底栖红藻各个分类单位的生态适应范围肯定很窄，但需要有更多的经验性资料来进一步说明这些分布图。

化石钙质红藻的古生态研究工作看来是一项困难的任务，因为已经知道现代红藻的高级分类单位的生态范围广；只有低级分类单位才表现出生态局限性。所以，应当提出晚古生代种类的有效属和有效种的概念，使其具有解释古环境的价值。

晚古生代大多数钙质红藻在广海碳酸盐陆架环境生长得最普遍。就整个类群来说，这些钙藻适应于不同的水流强度，从主要是沉积富含淤泥相的静水环境，一直到动荡环境。动荡环境的特征是具有颗粒支架结构，含少量泥粒级碳酸盐，其中的骨骼颗粒多被破碎和磨蚀。

有些属主要是皮壳状的生物，并且成为造礁和形成其它碳酸盐沉积物的骨架，其中以 *Archaeolithophyllum* 最显著 (Wray, 1964)。此属既见于富含淤泥的沉积相，又见于无淤泥的沉积相。但不知道这个属的不同种是否栖居于特定的海底环境。

Heckel (1975) 发现，宾夕法尼亚系的管孔藻类多产于动荡环境下沉积的不含淤泥的颗粒状岩石中。另一方面，分枝纤细的种类，如 *Ungarella* 和 *Cuneiphycus* 则多见于代表静水沉积物的富含淤泥岩石中。

裸松藻科化石的碎片产于富含泥质的碳酸盐相，与有孔虫共生。Elliott (1958) 报道了中东白垩系的这种“藻屑相”，并解释这种相是在很浅的水中形成的。

就整个门类而言，晚古生代的钙质红藻相的分布范围看来变化很大，这表明其各个分类单位可以为恢复古环境提供重要线索。为达此目的，需要获得在一定地区内从许多仔细研究的剖面中采集的各个种类的定量分布资料。这项红藻定量分布资料应当与其它骨架组分的研究结合起来，与同一岩石的沉积构造和结构研究结合起来。由此得到一定的藻类种类与一定岩相的组合，可以用来解释古生态因素，例如深度、水流能量和动荡程度，成为了解碳酸盐沉积作用的一种手段。这项知识还可以用来推测藻类沉积相的范围和模式。因为古生代红藻的生物学分类位置不肯定，所以确信这种经验性的研究方式要比只依靠用比较研究现代红藻和假定的古代红藻的研究方式更有发展前途。

5. 沉积岩石学与成岩作用

晚古生代的钙质红藻提供了各种形状和大小的碳酸盐颗粒组分。这些颗粒组分中包括从小于一毫米的均一圆柱状颗粒(如 *Permocalculus*)，直到长达数厘米的叶片状块体(如 *Archaeolithophyllum*)。这些藻类骨架有时沉积得相当多，以致成为岩石中的主要生物来源组分。例如在美国中西部，*Archaeolithophyllum* 和 *Komia* 可以构成晚

石炭世(宾夕法尼亚系)的百分之五十的沉积物。

晚古生代的红藻不但为碳酸盐相的形成提供了大量的沉积物，而且有些红藻种类还在沉积时就控制沉积物颗粒的分布。它们对沉积环境最重要的两种影响是：(1) 通过捕捉和粘结细粒碳酸盐沉积物，从而使碳酸盐沉积物定位；(2) 由于遮蔽作用，在叶片状沉积物碎片之下和碎片之间形成内孔。

“珊瑚藻祖先”和“鳞叶藻祖先”的刚性皮壳状原植体造成可以与现代礁骨架相比较的“粘结岩”，说明了它们“捕捉和粘结作用”的影响。推测这几种藻类的构造具有潜在的抗浪性。对细粒碳酸盐沉积物的“捕捉作用”，同样是因为在大的叶片状或分枝状原植体附近有对于水流的阻碍作用，主要是减小水的流速。

叶片状藻在沉积时能够提供一个支撑骨架。由于“伞”的作用或遮蔽作用的结果，这种沉积构造有排除较细沉积颗粒的倾向，从而形成互相连通的孔隙。由于晚古生代红藻对于沉积作用的各种影响的总和，结果形成了许多原生孔隙碳酸盐沉积物，包括礁和滩状沉积物，其中有一部分是储油气构造。

“珊瑚藻祖先”和“鳞叶藻祖先”的原始矿物成分据信对藻相的早期成岩作用是一个重要因素。然而由于这些藻类与现代藻类的关系不清楚，所以关于这些藻类原始成分的证据必然带有很大的假定成分。*Archaeolithophyllum* 的细胞结构由保存完好直到完全消失的都有，这表明此种藻的骨骼原来是由含镁量不等的方解石组成的。在沉积后的变化过程中，高镁方解石更容易溶解，而低镁方解石则不容易溶解。通过与现代皮壳状珊瑚藻科的类比说明，晚古生代藻类的成岩变化类型和变化程度可能与这些藻类的原生矿物组成有关。

“鳞叶藻祖先”的原植体被多晶方解石完全交代，相信与其原始成分为准稳定的霰石有关。对于加勒比地区全新世鳞叶藻科分子的研究(Wray 等, 1975) 表明，相当早期的成岩作用破坏了原植体骨骼内的细胞结构。这种成岩作用还同时形成了由霰石晶体构成的呈放射状排列的扇状物，沉淀在原植体的表面上(经常位于原植体下方的空洞内)。重结晶的晚古生代类似鳞叶藻和伴随的成岩晶状纤维的一些例子，与上述的全新世样品很相似。在一些古生代地层中，这几种颗粒间霰石胶结物基本上充填了所有能够充填的孔隙。

除了晚古生代钙质红藻的原生矿物成分之外，岩石基质的性质、成岩水的化学成分及其它因素，对促进成岩作用或延迟成岩作用无疑都是重要因素。因为这些古老的钙质红藻可以存在于具有经济价值的巨大沉积体中，所以了解其原始成分和成岩作用类型，能为说明碳酸盐沉积物的孔隙性质和数量提供线索。

6. 结论

(1) 晚古生代的钙质红藻是多种多样化石植物的集合体，其骨骼残体是普通的沉积岩组分。

(2) 假定属于红藻门的晚古生代钙质化石的分类位置、分类和系统发生关系在很大程度上都是推测的，因为这些化石与现代生物门类之间的亲缘关系不明。

(3) 这个植物群属于管孔藻科、松叶藻科和两个不确定的类群——“珊瑚藻祖先”和“鳞叶藻祖先”。其余的分类单位则被认为是亲缘关系不定的红藻和有疑问的红藻，其中

有些种类很可能是属于无脊椎动物。

(4) 根据共生组合,晚古生代钙质红藻在恢复古环境方面是有价值的,然而还需要有新的资料来充分发挥其潜力。

(5) 晚古生代的钙质红藻在海相陆架碳酸盐中可以成为数量多、分布广的构架组分,并且有些种类对于沉积起到物理控制作用。“珊瑚藻祖先”、“鳞叶藻祖先”和其它种类发育了支撑的骨架,并且有助于礁和滩的形成。“珊瑚藻祖先”和“鳞叶藻祖先”在早期成岩作用中是一个有影响的因素。

[齐文同 译]

参 考 文 献

- Babcock, J.A.: Role of algae in Capitan Limestone (Permian, Guadalupian), Guadalupe Mountains, West Texas and New Mexico. Ph. D. thesis., Univ. Wisconsin (1974).
- Chuvashov, B.I.: A new genus of Late Paleozoic red algae. Paleontol. Zhur. 2, 85-89 (1971).
- Elliott, G.F.: Algal debris facies in the Cretaceous of the Middle East. Paleontology 1, 254-259 (1958).
- Elliott, G.F.: Tertiary solenoporacean algae and the reproductive structures of the Solenoporaceae. Paleontology 7, 695-702 (1965).
- Elliott, G.F.: A Miocene solenoporid alga showing reproductive structures. Paleontology 16, 223-230 (1973).
- Endo, R.: Stratigraphical and paleontological studies of the later Paleozoic calcareous algae in Japan, XI. Saitama Univ. Sci. Rept., Ser. B, 2 (3), 279-305 (1956).
- Heckel, P.H.: Solenoporid red algae (*Parachaetetes*) from upper Pennsylvanian rocks in Kansas. J. Paleontol. 49, 662-673 (1975).
- Johnson, J.H.: Paleozoic Solenoporaceae and related red algae. Colorado School of Mines Quart. 55 (3), 1-77 (1960).
- Korde, K.B.: Cambrian algae. Acad. Sci. USSR., Trans. Paleontol. Inst. 139, 1-349 (1973).
- Lemoine, M.: Structure anatomique des Mélobésées. Ann. Inst. Océanogr. Monaco 2 (2), 1-213 (1911).
- Maslov, V.P.: Fossil red algae of the U.S.S.R. and their facies relationships. Acad. Sci. USSR., Geol. Inst., Trudy 53, 1-222 (1962).
- Petryk, A.A., Mamet, B.L.: Lower Carboniferous algal microflora, southwestern Alberta. Can. J. Earth Sci. 9, 767-802 (1972).
- Riding, R.: The Devonian genus *Keega* (Algae) reinterpreted as stromatoporoid basal layer. Paleontology 17, 565-577 (1974).
- Riding, R., Wray, J.L.: Note on the algal genera *Epiphyton*, *Paraepiphyton*, *Tharama*, and *Chabakovia*. J. Paleontology 46, 918-919 (1972).
- Termier, H., Termier, G., Vachard, D.: Sur la systématique et la phylogénie des Moramminida et des Aoujgallia. (This volume).
- Wilson, E.C.: No new *Ungdarella* (Rhodophycophyta) in New Mexico. J. Paleontol. 43, 1245-1247 (1969).
- Wilson, E.C., Waines, R.H., Coogan, A.H.: A new species of *Komia* Korde and the systematic position of the genus. Paleontology 6, 246-253 (1963).
- Wray, J.L.: *Archeolithophyllum*, an abundant calcareous alga in limestones of the Lansing Group (Pennsylvanian), southeastern Kansas. Kansas Geol. Survey Bull. 170 (1), 1-13 (1964).
- Wray, J.L.: Algae in reefs through time. Proc. North Am. Paleont. Conv. Chicago 1969, 1359-1373 (1970).
- Wray, J.L., James, N.P., Ginsburg, R.N.: The puzzling Paleozoic phylloid algae - Holocene answer in squamariacean calcareous red algae (abst.). Ann. Meet., Am. Assoc. Petrol. Geol. Soc. Econ. Paleontol. and Mineral. Abstr. 2, 82-83 (1975).

中生代的红藻(综述)*

[法] A. F. 普瓦格南特

本文首先讨论一下分类原则，接着扼要地描述一下珊瑚藻科、管孔藻科、裸松藻科和鳞叶藻科。然后叙述系统发育，先是概述，再谈用于红藻的情况。最后提出一个新的系统发育方案。

1. 概述

藻类通用的分类原则是根据其色素的颜色、贮藏物的化学成分(淀粉、脂肪)、生殖细胞的类型以及形态特征加以划分。

显然，只有形态特征(性质、轮廓、原植体大小、细胞大小、生殖体的大小和结构等等……)才能够应用于化石种类的分类中。

笔者将概要讨论一下下列各科的中生代代表：管孔藻科、珊瑚藻科、裸松藻科和鳞叶藻科。本文当然也要论及古生代和新生代的红藻，以及分类位置不定的藻类。

2. 分类

在藻类之中，钙质藻类因其石化，所以最容易保存到现在。因而，对于某一时期生存过的藻类而言，我们只对那些形成化石的种类有些很片面的了解。

化石藻类的分类一直存在一个问题。第三纪以来藻类化石，大多数类型和科至今依然生存，可以应用现代藻类的分类。然而，古藻类学家对只呈化石存在的类型和科，不得不运用在化石中可能识别出来的标准，另行创建独立的、新的分类。按照这种办法，红藻门看来是构造相当发育的一个类群，其繁殖方式特殊，并且几乎一切代表均为钙藻。这两点与其它类群不同。

根据没有万能的分类这一明显的逻辑，我们可以按照一定的原则，并且使各个分类单位与所研究的对象相适应。

亚里斯多德分类或者造物分类(亦称传统分类)是通过类比进行的，其分类的依据乃是特征的有规律性分布。在林奈的时代，这种分类也就是一套鉴定系统。用这种分类方法，鉴定某个类群时的根据是：该类群的分子具有一系列的鉴定特征，而该类群之外的生物，则不同时具有这些特征。通过对比那些比较易于观察的特征，就把一个生物归入一个类群。不难想象，采用这种分类方法会导致破坏种的概念，并造成种与种之间和个体与个体之间的混乱。

于是，根据这种模式所建立的种，可以定义为：与一个确定的模式相比，同样的或者

* 原题 “The Mesozoic Red Algae: A General Survey”，作者 A.-F. Poignant。

很相似的个体的集合。

“统计”分类。生物根据彼此的区别或者相似程度来分类，必须运用所有的特征。为此必须对特征的统一性有一个客观的定义，并且把各种特征转换为数字。所以，一个类群中每个分子特征的数目必须一样多；经常是只选择少量的代表性特征。因此，我们可以观察生物学的种，指出种的基本单位不再是个体，而是一个种群。

在这种情况下，确定生物学种的基本标志乃是杂交的可能性。但是，藻类的繁殖与其它生物的繁殖不一样。我们也许不知道，如果温度改变会发生什么情况，以及藻类的繁殖方式是否也会改变。我们也许不知道，当环境发生变化时，是否相应地发生种的变化，在这种情况下，这种藻类是否仍旧是原来的种。

“系统发育”分类认为，每个自然分类单位都有一个共同的“祖先种”，但由这个祖先种繁衍的世代数目和演化途径却不了解。如果分类确实不能直接依赖于系统发育的研究，不过可以肯定，一种相同的构造说明起源于共同的祖先。因而，当一个类群起源于某一个特定的祖先种时，则该类群的分子总是存在着可以相比较的特征。

必须正视由于产地不同所产生的复杂情况：由地理上有一定间隔的相同种所繁衍出来的种群，会相当快地产生不同程度的变异，这种变异将导致产生新种或地理种。

现代生物的分类是根据形态学、解剖学、细胞学、细胞化学和个体发生学的资料提出来的，而古生物学家则只能运用形态学和少数其它资料。由此很容易预料到这项工作有很大的困难。在这种情况下，不能依靠个体间的演化不同得出种的分类，而只有通过对形态变异的定量研究才可能得到成功。所以，按照 Tintant (1966) 的意见，我们鉴定种时，应当把模式标本与大量标本进行比较，而不是把大量标本与模式标本去比较。

就藻类而言，因为化石化作用进行得不完全，看来很难进行大量标本的统计研究。

红藻的繁殖系统是复杂的，同一植物的有性世代(雄性或雌性)和无性世代可以产生形态相似的个体。但与此同时，世代交替现象也不可忽视。

所以，我们必须考虑在鉴定红藻时应当选择哪种标准。在研究系统发育时这种标准的选择是有意义的。

用外形作为一项鉴定特征不太令人满意，因为并非总能见到外形特征，并且外形对外界环境的变化很敏感。另一方面，主要的鉴定特征似乎当然是对组织、内部形态、细胞排列和大小……等等的研究结果。其它的论据也应当支持这样一种选择。更应考虑到这样一种实际情况，即在我们的分类中应当排除藻类的繁殖器官外生和(或)不能形成化石的情况，或完全未被辨认出来的情况。

我们也许记得，有性世代(配子体)和无性世代(孢子体)赋予同一个种名，这意味着这两种形态具有类似的同形形态。然而，我们应当避免被化石种类繁殖中的复杂情况搞乱。这并不意味着我们必须忽视对生殖系统的研究工作。在某种相当常见的情况下，在不同的种，甚至不同的科之间，这种生殖系统有时还不能完全肯定其归属。

总而言之，正象在红藻中所见到的那样，应当承认种是一个很成问题的概念；而我们在此作为主要分类单位的科，看来不一定都有很可靠的依据。

(1) 珊瑚藻科

红箕藻亚科 (*Melobesioideae*) 和珊瑚藻亚科 (*Corallinoideae*) 都是钙藻，因此容易形成化石；而寄刚毛藻科 (*Schmitzielloideae*) 不是钙质的藻类，实际上不见于化

石状态。

珊瑚藻科的细胞紧密排列，横切面方形，排成列或者线，形成基层、围层，或者甚至有中层。

无性繁殖器官为孢子囊：包藏于生殖窝内的孢子囊是封闭的，并且被壁包围；顶板有一个或几个穿孔 (*Lt.*, *Meso.*, *Lp.*.....)

发育于围层组织内或部分没入围层组织的孢子囊，各自通过位于其顶部的孔排出孢子 (*Ar.*.....)

只有 *Agardhiellopsis* 的孢子在一个孢子堆中生出。其孢子堆不具外壁。该属不属于珊瑚藻科。

有性繁殖器官（雄性生殖窝连同精子器和雌性生殖窝，开始包含卵子，后来则包含卵受精而成的孢子）对于鉴定藻类没有意义。

这个大科源于石炭纪以前是很肯定的，但在早白垩世激增。

可以分出两个亚科：

第一，红箕藻亚科。结节状或分枝状的无节藻类，呈厚或薄的皮壳。其组织或由底部的基层组成，其细胞平行于底物；或由有髓的基层和围层组成，其细胞垂直于底物 (*Ar.*, *Lp.*, *Lt.*, *Melo.*, *Lith.*, *Meso.*, *Kym.*, *Para.*, *Hem.*.....)；

第二，珊瑚藻亚科。分枝的有节藻类，生殖器官包在位于联结点外部的生殖窝内。细胞一般呈同心环状排列 (*Cor.*, *Am.*, *Ja.*.....)。

(2) 管孔藻科

管孔藻科是一个绝灭的海洋生物类群（自寒武纪至第三纪），侏罗纪达到顶峰。

本科的生物呈结节状或皮壳状，由沿垂直方向分裂的丝状细胞紧密排列而成，截面多角形，生殖器官很少见到，因之未肯定。本科藻体的细胞比珊瑚藻科的细胞大得多。应当指出，结节状的种类似乎是最早的，以后则被分枝状的种类所代替。此外，凹形壁的排列是奇特的，丝状体从分裂的细胞突伸出来。

管孔藻科与四射珊瑚和床板珊瑚共生。从生态的角度看来，这两类珊瑚与后来的六射珊瑚很不一样。管孔藻科不适应其生活环境，在白垩纪逐渐被珊瑚藻科取代。

应当指出，珊瑚藻科的生殖窝位于界限清晰的凹坑内，与管孔藻科的情况不一样。后者的孢子囊融合，不形成生殖窝。生殖器官的大小可能是由连在一起的孢子囊的数目决定的。于是，我们知道管孔藻科作无性繁殖的情况。这是十分有趣的，因为正如 Lemoine 所指出的，“在模式标本中具有有性繁殖而不形成生殖窝；只有存在有性生殖窝的种类才可以归入珊瑚藻科”(1971)。

有人提出，管孔藻科有足够的细胞 (*Lithoporella* 也具有大细胞，但仍属于珊瑚藻科)，能够产生孢子，而不一定需要适当的、未经钙化的体外部位来产生孢子。这些藻类仅偶尔有原生的生殖系统。没有这种生殖系统同时也是一项进化的优点。

最后，我们要指出，区分基层和围层是很困难的。这项观察结果，再加上繁殖类型，不具分枝，以及本科的地层分布，均为说明管孔藻科有可能是珊瑚藻科祖先的有利论据。

管孔藻科的分类如下：*Solenopora* 为具有薄的水平细胞壁的藻类，其水平细胞壁相距远，甚至可能消失；*Pseudochaetetes* 为具有厚的水平细胞壁的藻类，其水平细胞

壁相距近，间距不规则；*Parachaetetes* 亦是具有厚的水平细胞壁的藻类，水平细胞壁数目多，规则分布，并使原植体组织的切面呈网格状。

(3) 裸松藻科

裸松藻科的名词使人想起第一个属性，即松藻科（Codiaceae）的属性。但实际上，本科的名称所指的那些藻类，与真正的松藻科毫无共同之处。

裸松藻科所包含的一切种属现在都已绝灭了。化石标本相当常见，原植体分节或不分节。钙化程度变化很大。内生孢子囊位于端节内。有些裸松藻科分子的特征与现代热带海洋的藻类 *Galaxaura* 一样。

(4) 鳞叶藻科

在 1969 年，Lemoine 综合了鳞叶藻科的知识如下：“鳞叶藻科的繁殖器官位于原植体表面，未受到生殖窝壁保护；它们很少保存成化石。原植体内的构造变化一般比 *Melobesia* 属中的构造变化还大；由于这些原因，该科似无多大地层意义”。

原植体底部由基层构成，上覆围层。原植体以假根固着于海底。

古生代、中生代和新生代有许多红藻存在，其亲缘关系不明。这些红藻肯定有地层意义和系统发育的价值。

3. 系统发育

在涉及复杂而微妙的红藻系统发育问题（Poignant, 1974）之前，应当首先考虑几个一般问题。

现在看来，显然随着时间的推移，生物的形态也逐渐改变。这种正确的、但可能简化了的进化观点使得我们相信，一切生物都起源于一个原始的物种。但对于地质学家来说，情形就不同了：由于未曾解释的许多现象，即在每个地质剖面中都存在着各种类型的间断，给人的印象是不连续的，也许是一种假象，结果使人感觉进化是无规律的。可以预期，进化的方向基本上是不规则的，进化的速度也不同。最后，我们可能记得，用于现代生物系统发育研究的生物化学方法，无法用于化石。

人们常说，大进化(新类群的出现、发展和绝灭)或者称作系统发育，乃是有性繁殖的生物的特性；倘若这些生物不具有有性繁殖方式，就等于肯定这些生物不会发生大进化(Thaller, 1972)。因此，藻类面临一个特殊问题。

可以认为，一个模式出现(性状分歧的类型发生)，经过快速发展阶段之后，该模式随后变得稳定(类型稳定或“顶峰”)，然后消失(类型消亡或者“衰退”)。但是，还可能有其它的可能性 (Lehman, 1962)：

向上发生：特征的出现和转化。向上发生的进化速度就是形态转化的速度；

分枝发生：演化支系的数目增加。所以分枝发生的进化速度也就等于亚类出现的速度；

直线发生：直线进化。沿同一方向连续发生变化。

看来很明显，在自然状况下，物种适应于它们的生活环境。这使我们逻辑地得出下列结论，即如果许多物种绝灭，则这些种对于环境不够适应。还可以指出，从未有过只改变一个特征的情况，总是几个特征一起变化。

简而言之，很难理解进化的方式，因为这种进化延续长时间，并且还有其它干扰现象，即：物种形成作用，就是由于生态隔离和(或)生物隔离的结果，产生区别明显的物种。可

能同时存在着高速度的物种形成作用和缓慢的分枝发生现象，亦即新出现的种补偿绝灭的种。可以强调指出，如果缺少某些体质类型的代表，就可能产生种的适应性变化；如果有了各种体质类型的代表，倘若其适应性变化已经充分发生，则只有征服现象发生。

平行现象，即是通过有关系的不同演化系列，得到它们的共同祖先后不具备的一种特征。

对于系统发育的全面观点，还可以加上重演律。重演律说明，个体发育是系统发育的迅速和缩减的重复，并且似乎是向一定的目标变化；亦即形成一个能够生存的个体。我们可以直接引述 Cabioch (1966) 的观点，他指出在珊瑚藻科孢子发育的第一个阶段，*Lt.*、*Lp.*、*Meso.*、*Cor.* 和 *Jan.* 的孢子是一样的。这是一个奇怪现象，因为它们并不出现于同一个系统发育谱系之中。

内在化定律指出，在进化过程中，位于外部的器官逐渐深入生物体内，并且被其它组织覆盖。但是，把这个定律用于藻类时就产生了一个原则性问题，因为其所根据的例证是由高等生物中选择出来的。可以提出相反的假说，其根据是绿藻体的内部生殖器官演化成侧生孢子囊。

最后，还有一种复杂情况：植物常常产生杂交种。杂交种在性隔离的情况下可能是新种产生的起点。

在研究红藻时问题甚至更加复杂，假使因为红藻的解剖学鉴定特征太差，不明显，不一定能够定出种来。我们可以立即说出，我们被迫限于使用模式种，因为不容易接触到大量的化石。因此，种是依据有限的资料定义的，并且当存在许多的种或许多个体的地方，即便不是根本不可能发现种与种之间的直接关系的话，也是很难发现直接关系的。显然，每当人们试图建立系统发育树的时候，因为缺乏比较适当的化石，系统发育树的分枝总是不清楚的。

在规定一些类群的定义并将这些类群安排在系统发育树上的时候，我们也跟着别人作出一些评价，如“原始性特征，进化特征，简单特征，复杂特征等等……”。但是，更加详细的研究将会否定那种理想化的公式：“简单特征要比复杂特征老，进化是有目的的，个体发育是系统发育的简化，进步由连续的飞跃产生等等……”。

我们还可以说，传统的系统发育研究着眼于共同祖先，而现代的系统发育研究则应当问一下，为什么由一个共同祖先繁衍的后裔是不同的。祖先的特征应当以简单而又符合逻辑的方式与后裔的特征加以比较。

4. 某些红藻的系统发育

1894年，Brown 首次提出管孔藻科和珊瑚藻科之间有系统发育联系。最可能的是，这两条主要的演化线起源于一个未知的、可能是前寒武纪的共同祖先：

一条演化线可能相当于管孔藻科；在古生代有许多类型和许多种，但它们经历中生代开始的生态变化之后，未能适应，而衰减了。出现于西伯利亚和南极洲（现代位置）的这些藻类，在志留纪时分成了 *Solenopora* 和 *Parachaetetes*。管孔藻科在中新世从海边消失了。

另一条演化线可能相当于珊瑚藻科；这个科很奇怪的是，它们在古生代存留下来，一直等到管孔藻科衰落，从中生世的海岸开始侵入了这个管孔藻科的生态群落环境之后，才

变成了一个重要的类群。我们要指出，在石炭纪一二叠纪发生过一次“考验”，产生了高度进化的种类，但是只延续了很短时间。

我们已经可以得出结论：对于生物遗传的进化途径，应当通过比较不同藻类的组织、繁殖器官或者外形，才能进行研究。

(1) 外部形态的比较

如果我们首先研究外部形态，我们就可能象许多作者一样，发现最早的管孔藻科是结节状的。这些作者把结节作为分叉的相当物。珊瑚藻科也是这样，该科的最早代表呈分叉状，以后向皮壳状种类演化。

例如，Maslov (1956) 相信，皮壳状的种类出现较晚，并且比分叉状者特化。但是，同一作者又指出，分叉的种类也是高度特化的，其进化程度比结节状种类高。

这些意见是对的，但很难加以整理。应当记住这些意见。此外，我们还要指出，Maslov (1956) 认为，在三叠纪与侏罗纪之交，*Lithothamnium* 和 *Archaeolithothamnium* 由 “Solenopora” 的演化主干分化出来，他还把 *Mesolithon* 作为直系后裔。这个观点未考虑上述意见，因为既有分枝状的又有皮壳状的 *Lithothamnium* 和 *Archaeolithothamnium* 存在。最后，很古老的属 *Archaeolithophyllum* 既呈分叉状又呈皮壳状，这就使问题完全改观，并且使问题又回溯到了古生代。

因此，只依靠对皮壳状和(或)分叉状种类的研究是不能得出任何符合逻辑的结论的。

关节状的种类和其它种类之间的关系吸引着科学家的兴趣。例如，皮壳状种类可以认为是有节种类的先驱。从地层学的角度看来，这个推论是有根据的。因为在事实上，有节类比其它类型出现得晚，因此可能是进化的结果。

另一方面，如果我们相信 *Archamphiroa* 是珊瑚藻亚科已知最早的属(上侏罗统底部卡洛维阶)，这个推论就不成立了，因为皮壳状的种类在早白垩世大量出现。因此，我们应当指出 *Archaeolithoporella* (石炭纪一二叠纪) 这个最早的皮壳状种类，可能属于单层细胞的珊瑚藻科。对此问题还应在古生代解决，因为在中生代是无法解决的。

因而，说来奇怪，说复杂种类向简单种类演化的假说，正如认为从简单种类向复杂种类进化的假说一样，不能全盘接受。

(2) 组织的比较

根据对组织的研究，一般承认 *Lithothamnium* 是由 *Solenopora* 演化来的(细胞排成垂直方向)，而 *Lithophyllum*、*Mesophyllum* 和 *Archaeolithothamnium* 是由 *Parachaetetes* 演化来的(细胞成排排列)。

这种极为简单的说法，最大的优点是符合逻辑。但它显然不够充分，并且不能解决一切问题。若干作者提出了不同的建议，认为 *Archaeolithothamnium* 由 *Parachaetetes* 演化而来，并且产生了 *Lithothamnium* 和 *Mesophyllum*。另一些学者则相信，*Archaeolithothamnium* 来源于 *Solenopora* 并且产生了 *Lithothamnium*。

然而，这一些假设当中有几种假设应当立刻抛弃，尤其是认为 *Archaeolithothamnium* 是珊瑚藻科祖先的观点更应否定。这个假设是错误的，不符合实际的。

已经提出了一些系统发育假说。其中有两个假说值得探讨：

Pfender (1926) 对于普罗文斯的 *Archaeothamnium* 进行了详细研究，并且提出了两个演化系列，或者更准确地说，是关于普罗文斯的种的起源假说：由 *Ar. turoni-*

cum, *Ar. dehornae*.....产生 *Lithothamnium*; 由 *Ar. hippuritorum*, *Ar. penicillatum*.....产生 *Lithophyllum*。

这个假说是无法接受的。因为如果这个假说成立, 则 *Lithophyllum* 和 *Lithothamnium* 就只能出现于演化谱系的末尾, 即晚森诺阶。而这与事实不符。

Maslov (1956) 提出了 *Archaeolithothamnium* 的若干种之间关系的假设, 认为演化是从 *Ar. rude* 开始(这从地层上讲是正确的)。这个演化应当产生: 围层藻丝体变宽的一类; 围层藻丝体宽度不变的一类。

我们可以指出, 前一类中的变宽不太明显, 而后一类中的宽度不变也不大显著。

最后, 我们可以指出, Pfender 和 Maslov 的观点是无法接受的, 因为所选择的标准太不严格并且意义不大。

Maslov 还提出了 *Lithophyllum* 的若干种之间关系的假设: 围层藻丝体变宽的种类; 围层藻丝体变窄的种类。

这个假设的论据似乎并不比上一个假设的论据更有说服力。

此外, Maslov 还提出了关于 *Lithothamnium* 的若干种之间关系的假设: 围层藻丝体宽度固定的一系列种类; 围层藻丝体宽度变宽的一系列种类; 围层藻丝体宽度变窄的一系列种类。

这最后一种情况 Maslov 的假设似乎得到了观察结果的证实, 只有少数细节除外。

然后, 我们进行了一项新颖的尝试, 企图通过研究围层细胞的宽度发现 *Lithothamnium*、*Archaeolithothamnium* 和 *Lithophyllum* 的若干种之间设想的关系。客观、精确的观察不能证实这个观点; 测量到的差别, 不是太大; 就是太小。这个假设的缺点是, 提出了关于 *Lithothamnium* 的 33 个种的起源的建议, 但只代表了全部种数的五分之一。并且所选择的一些度量数据, 譬如, 说到 6—13 微米与 7—12 微米之间的差别, 会使人产生误解。最后, 地层分布很不肯定; 尽管某些古生态因素是决定细胞大小的重要因素, 但没有考虑到古生态的因素。

所以, 这些假设是不能接受的。但是, 这些假设的优点至少是有假设存在, 因为只有很少数作者才有勇气提出这种假设。

(3) 繁殖器官的比较

某些红藻的系统发育还可以通过它们的生殖系统进行研究。

我们不是回到管孔藻科生殖系统的问题上去, 而必须直接指出对于这些藻类还有许多未知的、不确定的、或者模糊的问题。

与此相反, 有关珊瑚藻科化石的资料则比较准确、比较丰富。

有两种无性繁殖方式: 以生殖窝繁殖的: *Mesophyllum*, *Lithophyllum*; 不以生殖窝繁殖的: *Archaeolithothamnium*, *Kymalithon*, *Hemiphyllum*, *Paraphyllum*, *Agardhiellopsis*。

有性繁殖通过生殖窝进行, 并且按照 Lemoine 的意见, “红藻族中唯一尚未知道具有有性繁殖的属是 *Lithoporella*”。包埋在组织内的孤立孢子囊, 当穿透组织时可能重新聚在一起。于是孢子囊结合成为孢子堆, 并且可以进一步形成带有数个孔的生殖窝。孔的数目减少, 生殖窝变弯曲, 最后成为单孔式。很难想象出与此相反的情况, 这可能就是认为 *Archaeolithothamnium* 是祖先种类的原因。

从地层上来看，单孔生殖窝似乎是首先出现的。此外，生态变化可能也影响生殖器官的形状或者类型，尽管这种影响的方式还不了解。

应当记住，Pfender 认为 *Archaeolithothamnium* 有两类，其中一类向 *Lithothamnium* 演化，另一类向 *Lithophyllum* 演化。但这两个演化系列都经历过生殖窝有许多开孔的阶段。还应当强调，早在石炭纪一二叠纪就已经认出了真正的生殖窝 (*Archaeolithophyllum*, *Archaeolithoporella*)。

这些不同的意见看来是相反的；通过对组织的研究所得出的遗传谱系与通过生殖器官的研究所得到的遗传谱系不同……重复地讲，根据 Lemoine 的意见，如果以生殖窝和繁殖器官作为重要依据，则认为 *Lithothamnium* 由 *Archaeolithothamnium* 演化而来，而 *Lithophyllum* 由 *Lithothamnium* 演化而来是合乎逻辑的；但是如果我们考虑组织的发展情况，则应当认为 *Archaeolithothamnium*, *Mesophyllum* 和 *Lithophyllum* 由 *Parachaetetes* 演化而来，而 *Lithothamnium* 由 *Solenopora* 演化而来是合乎逻辑的。然而 *Lithophyllum* 可能独立地由它与 *Archaeolithothamnium* 的共同祖先演化来的看法还是对的，“……根据构造来看，*Paraphyllum* 和 *Hemiphyllum* 可以与 *Lithophyllum* 联系起来；然而它们的无性繁殖系统则使这两个属与 *Lithophyllum* 完全无关” (Lemoine, 1969)。

所以，我们的困难在于：从系统发育的观点看来，组织的结构是否比繁殖器官更重要。Foslie 认为繁殖器官是主要标准，而 Lemoine 则偏重于组织。主要问题是，通过这两种途径得出来的进化系列存在互相矛盾的结果；并且在很偶然情况下，当这两者似乎有些一致时，这种一致的结论又与地层时代矛盾。所以，这就是红藻的系统发育中的问题所在。

(4) 现代藻类的个体发育和形态发生

根据上述讨论看来，研究现代藻类个体发育和形态发生是一项重要的工作，尽管今藻类学家所采用的标准与古藻类学家的标准没有什么共同之点。

Cabioch (1972) 恢复了各种构造形成的阶段，并进行了分类。

可以区分出一定数目的形态特征和个体发育特征的组合，这样就可以根据这些特征组合来定义若干族。Cabioch 指出，在这些族当中，某些现代种类的成年期构造相当于成年期构造比较复杂种类的幼年期构造。因此她提出，这些族应当解释为一些平行的进化系列，其形态应当是分阶段的，但最简单的构造不一定是最原始的。

Cabioch 认为，进化现象见于中间类型，或者表现为退化(产生具有稳定的幼年期特征种类)或者表现为进化(由简单的皮壳状原植体逐步地发展成分枝状或者甚至有节的原植体)。

Cabioch 还指出，尽管 *Sporolithon* (*Archaeolithothamnium*) 不是已知最早的化石种类，其构造也比较进化，但因它的细胞学构造特殊，所以我们还是可以假定它是属于一种古老的类型。

5. 本文提出的系统发育谱系(插图 1)

提出一个系统发育谱系可能是有意思的，甚至可能是必要的。同时，还要看到每一个这种尝试都需要受到批评或者修正。

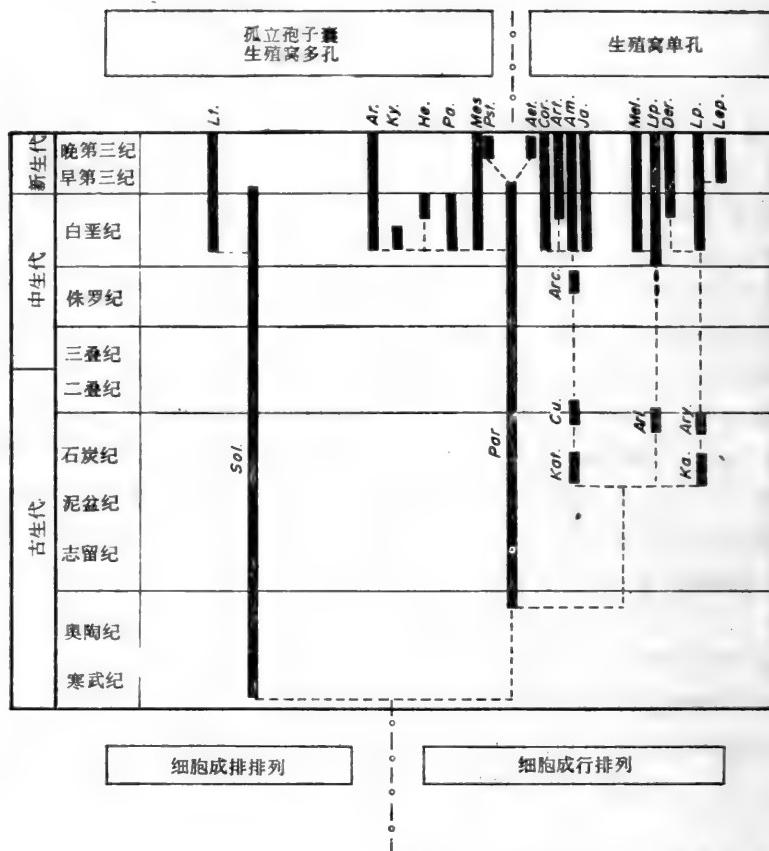


插图 1

假设的系统发育谱系是根据时间(地层),组织性质(细胞排列成行或成列),以及生殖器官的结构(孤立孢子囊、孢子堆、及多孔生殖窝或单孔生殖窝)作出的。上述这些就是古生物学家所能得到的仅有证据。

我们可能记得, 只有两个属的细胞排列成行 (*Solenopora* 和 *Lithothamnium*), 其它种类的细胞则都是成排分布。至于繁殖器官方面, 这里自然只能考虑无性繁殖, 而不能考虑有性繁殖的情况。

6. 结论

红藻最有趣的性质就是它的系统发育。我们不得不承认, 根据目前我们的知识水平, 对于影响系统发育的因素并未充分了解。很难解释早白垩世红藻的种类和数量异乎寻常地繁盛的原因, 因为这些红藻在表面上看是“毫无准备”。有趣的是, 红藻的进化过程至少有很多地方与同一时期的被子植物和绒枝藻科的进化过程相似。

许多遗留问题的答案可能在古生代, 尽管化石种类的研究工作还很不充分。我们应当希望, 终有一天能够完成化石红藻的这项研究工作。

【齐文同 译】

参 考 文 献

- Brown, A.: The structure and affinities of the genus *Solenopora* together with descriptions of new species. Geol. Mag., Ser. 4, 1, 154–161; 195–283 (1894).
- Cabioch, J.: Sur le mode de développement des spores chez les Corallinacées. C.R. Acad. Sci. (Paris) 262, 2025–2028 (1966).
- Cabioch, J.: Etude sur les Corallinacées. Croissance et mode de réalisation du thalle; conséquences systématiques et phylogénétiques. Cah. Biol. Mar. 12, 121–186; 13, 137–287 (1972).
- Lehman, J.P.: Paléontologie et théories modernes de l'évolution. Année Biol. 1, fasc. 7–8 (1962).
- Lemoine, M.: Les Algues florides calcaires du Crétacé du Sud de la France. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris), (7) 10, 130–249 (1969).
- Lemoine, M.: Remarques sur la reproduction des Algues calcaires fossiles: Melobésiéées; la systématique, la phylogénie. Rev. Algol. 10 (2), 152–160 (1971).
- Maslov, V.: Algues calcaires fossiles de l'U.R.S.S. Acad. Sci. U.R.S.S. 160, 296 p. (trad. BRGM, France) (1956).
- Pfender, J.: Les Melobésiéées dans les calcaires crétacés de la Basse-Provence. Mém. Soc. Géol. France, N.S. 3 (2), no. 6, 32 p., 10 pl. (1926).
- Poignant, A.F.: A propos de la phylogénie des Algues fossiles. C.R. Acad. Sci. (Paris) 1711–1714 (1974).
- Thaller, L.: Phylogénèse. Encycl. Univ. (1972).
- Tintant, H.: La notion d'espèce en paléontologie. Mises à Jour (Paris) 1, no. 3, 274–294 (1966).

珊瑚藻科现代种和化石种解剖构造的比较*

[法] M. 马修

1. 引言

1970年，Elliott 详细描述了伊朗西南部渐新世早期和中期表面带有突起的结节状钙藻(红藻门珊瑚藻科)。由于它的解剖构造与以前描述过的 *Aethesolithon* Johnson 属相类似，所以他把这种化石称为 *Pseudaethesolithon iranicum*。这个种的特征是，基层单层，支持细胞呈棱柱状，倾斜排列，继以由长形多面体细胞构成的围层，形成重叠和并排的透镜体，这些透镜体构成了藻体结节上的突起。

用 *Hydrolithon reinboldii* 一块标本上未受退钙化作用的突起碎片，制作了定向切面。这块标本采自土阿莫土群岛里基蒂岛(波利尼西亚群岛)，由 Foslie (1901) 鉴定。这个定向切面表明，该珊瑚藻标本的解剖构造与渐新世的藻类一样。产于 Seurat legacy 的标本，保存在巴黎国家自然历史博物馆的隐花植物实验室里，是由 M. Lemoine 夫人惠赠的。本人十分感谢她。

Weber van Bosse 和 Foslie 于 1901 年首次提及这个种，当时称作 *Lithophyllum reinboldi*，附有简短的描述，但无插图。1904 年，Foslie (在 Weber van Bosse 和 Foslie 的著作中) 把这个种称作 *Goniolithon reinboldi* Weber van Bosse et Foslie。该作者补充了原来的描述并且提供了图影。1905 年他把 *Goniolithon* 分开，包含一个亚属 *Hydrolithon* Foslie。该亚属用来包括象 *reinboldii* 那样的基层由单层细胞构成的种。然后，他于 1909 年将 *Hydrolithon* 亚属提升为属，有四个种，其中包括 *H. reinboldii* Weber van Bosse et Foslie，并且随后补全了种名的拼写。1929 年，在 *Goniolithon reinboldii* Weber van Bosse et Foslie 一名之下绘制了这种藻的外形图，刊于 H. Printz 写的一本纪念刊物中。

1911 年，Lemoine 用 *Poroliton reinboldi* Weber van Bosse et Foslie 一名，描述并图示了这种化石。然而，在 1953 年 Mason 在 *Hydrolithon reinboldii* (Weber van Bosse et Foslie, 1901; Foslie, 1909) 名称之下，选择了 *H. reinboldii* (Weber van Bosse et Foslie) 作为 *Hydrolithon* 的属型。Mason 的选择得到了 Adey (1965, 1970) 的承认。

2. *H. reinboldii* 与 *P. iranicum* 的比较

(1) 外形

笔者图示的 *H. reinboldii* 标本与 Elliott 图示的 *P. iranicum* 标本的共同外形

* 原题“*A Comparison of the Anatomical Structures of a Recent and a Fossil Species of the Corallinaceae*”。
作者 M. Massieux。

特征为(插图 1,2): 结节近乎圆形, 只露出圆形突起的外端。

(2) 内部构造

基层。*H. reinboldii* 与 *Pseudaethesolithon* (Elliott, 图版 2, 图 1,2) 相似, 也是以单层的基层固着在支持物上(插图 2—5)。基层具有单斜的棱柱状细胞, 底呈方形(插图 3), 直立的纵长细胞壁垂直于支持物和围层(插图 4), 以及倾斜的横细胞壁(插图 5); 以前的作者已经述及了无序现象。

这种现代藻类基层细胞的大小(毫米)为: 高: 0.022 (0.026—0.036) 0.048; 宽: 0.015 (0.017) 0.022; 厚: 0.008—0.013。

Elliott 得出的大小为: 长: 0.036—0.045; 宽: 0.014—0.018。

围层。位于基层之上。*H. reinboldii* (插图 1,2) 与 *P. iranicum* 一样, 原植体基本上完全由围层组成, 突起的组织更是几乎全部由围层组成。围层不分化为髓部组织和周边组织。围层由并列和重叠的透镜状条带构成。*H. reinboldii* 的透镜状条带包含三层细胞(插图 1,2,4,7,8,10—13), 而 *P. iranicum* 的透镜状条带则包含两层细胞(Elliott, 图版 I, 图 1,3; 图版 II, 图 1,3)。

H. reinboldii 的透镜状条带的厚度一般从 0.070 至 0.085 毫米, 最大值为 0.098 毫米。透镜状体的长度变化很大, 因切面在透镜中的位置而异。根据能够得到的有限资料, 无法看出明显的生长间断和再继续生长现象。这种现象可以表现出分生组织的活性休眠和周期性的活性复苏。年生长值似乎由若干层透镜状体的厚度代表, 因为一般说来, 突起至少包盖三至四层透镜状体的厚度(插图 8)。

围层细胞具有侧直立壁, 在 *H. reinboldii* 中这些直立壁互相交错(插图 1, 2, 7), 但横切面很不规则, 呈多角形(插图 6), 其排列不规则的情况与 Elliott 所介绍的 *Pseudaethesolithon* (图版 1, 图 1—3) 可以对比。

现代藻类围层透镜状体沿厚度方向由三层大细胞组成。围层表面有一层小的立方形皮层细胞, 也已钙化, 大小为 0.010 (0.011) 0.017 毫米, 在生活时此层细胞的发育情况无法了解。围层透镜状体表面覆以宽 0.011 毫米, 高 0.004 毫米的表层细胞。表层细胞的侧壁和上壁不钙化(插图 12)。Weber van Bosse 和 Foslie 于 1904 年的图 12 中清晰地表示了围层表面的这些特征。但这个图中没有表示在表层细胞之下有立方体形的皮层细胞。

在纵切面中, *H. reinboldii* 的围层大细胞的大小如下:

第一层(围层透镜状体的底部)(毫米): 高: 0.022 (0.031) 0.063; 宽: 0.013 (0.022) 0.063。

第二层: 高: 0.020 (0.022) 0.044; 宽: 0.013 (0.022) 0.031。

第三层: 高: 0.017 (0.022) 0.039; 宽: 0.013 (0.017) 0.023。

这些度量数据是在透镜状体的最厚部分测得的。这些细胞向周边方向逐次减小, 从底部到顶部似乎也逐次减小。最后, 应当考虑细胞的融合现象。在测量同一层细胞时所见到的细胞大小悬殊的现象, 可能是不同程度的细胞侧方融合的结果。

在横切面中, 这些细胞呈形状很不相同的多角形(插图 6), 从一个角到另一个角的长度可达 0.040 毫米。在这些多面体的细胞之间有直径 0.009 毫米的小圆形细胞颗粒, 构成透镜体的侧部, 或者构成突起穹顶的小细胞。

Elliott 举出藻类化石大细胞的最大值范围自 0.045 至 0.063 毫米, 而横切面的直径可达 0.063 毫米。他还指出小细胞直径为 0.009 毫米。

在 *H. reinboldii* 围层的横切面中散布着刺细胞或大细胞的支持细胞(插图 13), 但在深部则没有支持细胞(插图 13, 支持细胞的大小为: 高: 0.035 毫米; 宽: 0.017 毫米)。这些支持细胞介于围层细胞和方形的皮层细胞之间。1904 年, Weber van Bosse 和 Foslie 在插图 21 中刊出了这些支持细胞, 称为异形胞。这种细胞在原植体深部未出现, 可能是带有短寿巨细胞的刺细胞(Cabioch, 1971, 174—181)。因此, 它们不能见于化石。

生殖窝。在所有的生殖窝切面中, 只观察到一种单孔型。按照 Adey(1965, 1970), Adey 和 MacIntyre (1973) 以及研究过 *H. reinboldii* 的一些作者的意见, 无性生



插图 1 突起的纵切面, 示底部单层的基层, 然后是由重叠或并排的围层细胞透镜状体形成的围层。围层本身形成突起和一个封闭的生殖窝。
标本号 7, $\times 52$ 。可与 Elliott 的图版 1 图 3 比较。

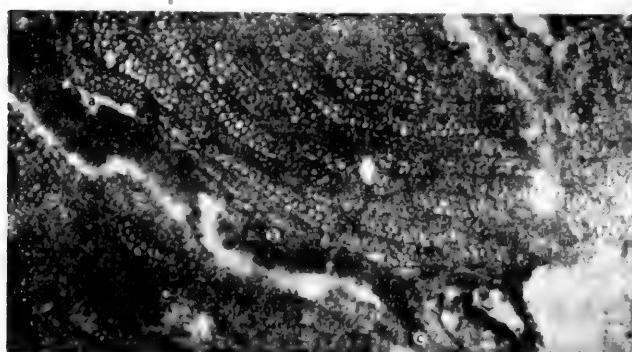


插图 2 这个标本表示固着于 *Potolithon on-kodes* 碎片上的基层, 并且表示基层细胞的三个主要切面: (a) 纵切面, 横细胞壁在支持物上倾斜; (b) 横切面, 纵向细胞壁垂直于支持物和围层; (c) 水平切面, 示基层底部细胞呈方形。插图 3、4 和 5, 表示这三个切面的详细情况。这个单层的基层继以形成透镜状层的围层。标本号 2, $\times 52$ 。

殖窝只有一个开孔。但是，据 Elliott 的意见，*P. iranicum* 应当属于 *Lithothamnum* 型，生殖窝有许多开孔。

生殖窝的大小(测量数据由具有开孔的生殖窝得出)(毫米)：高：0.125—0.254；宽：0.159—0.275；横切面中的生殖窝直径：0.212—0.233。

孢子排出管的大小：长：0.032—0.063；宽：自底部向顶部变狭，在中部附近度量：0.021 (0.032) 0.041。

Pseudaethesolithon 生殖窝的大小：高：0.127；直径：0.236。

在某些情况下，在制作的标本中生殖窝呈同心状排列成行。Elliott 也指出过类似的

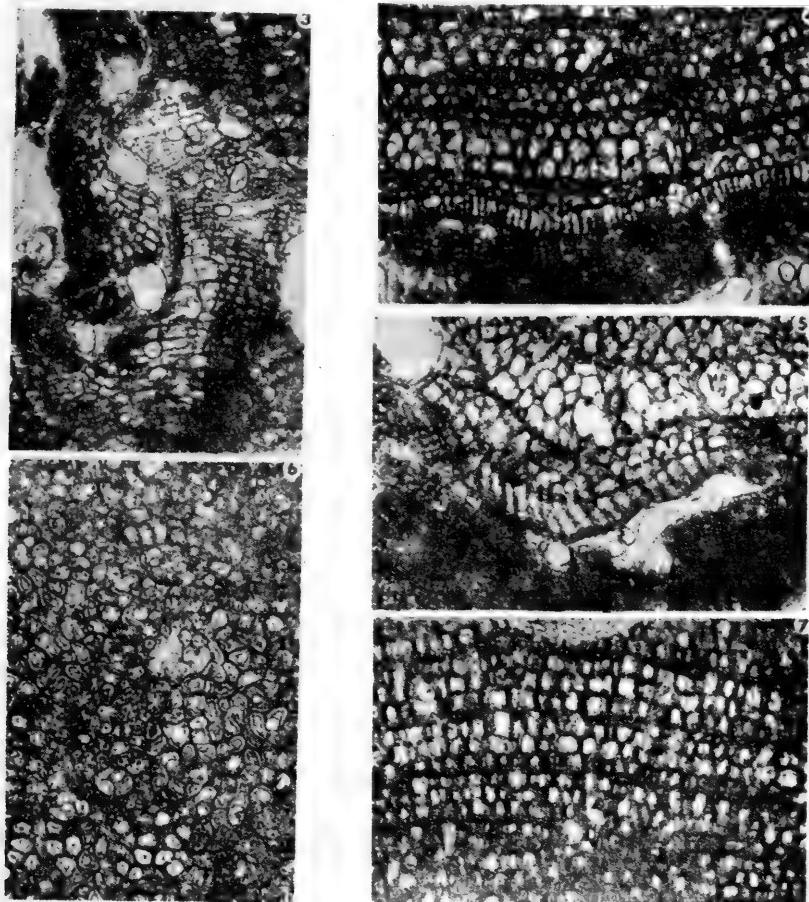


插图 3—7 标本号2,为插图2切面的基层和围层开始部分的细节

插图 3 水平切面,示基层呈单细胞的层状,底部细胞呈方形,并有边缘裂片。

插图 4 基层的横切面,示细胞的纵向细胞壁,垂直于支持物和围层,并有第一层围层细胞。

插图 5 基层的纵切面,示细胞的横细胞壁,在支持物上倾斜,以及第一层围层细胞。
可与 Elliott 的图版 2 图 1 和图 2 比较

插图 6 围层的横切面,示其很不规则的多角形轮廓,大的围层细胞,以及成片的小细胞,光线很暗。标本号 4。可与 Elliott 的图版 1 图 2 比较

插图 7 围层的垂直切面,示由三层细胞构成的围层透镜状体。标本号 7。可与 Elliott 的图版 1 图 1 比较。各切面均 $\times 145$ 。

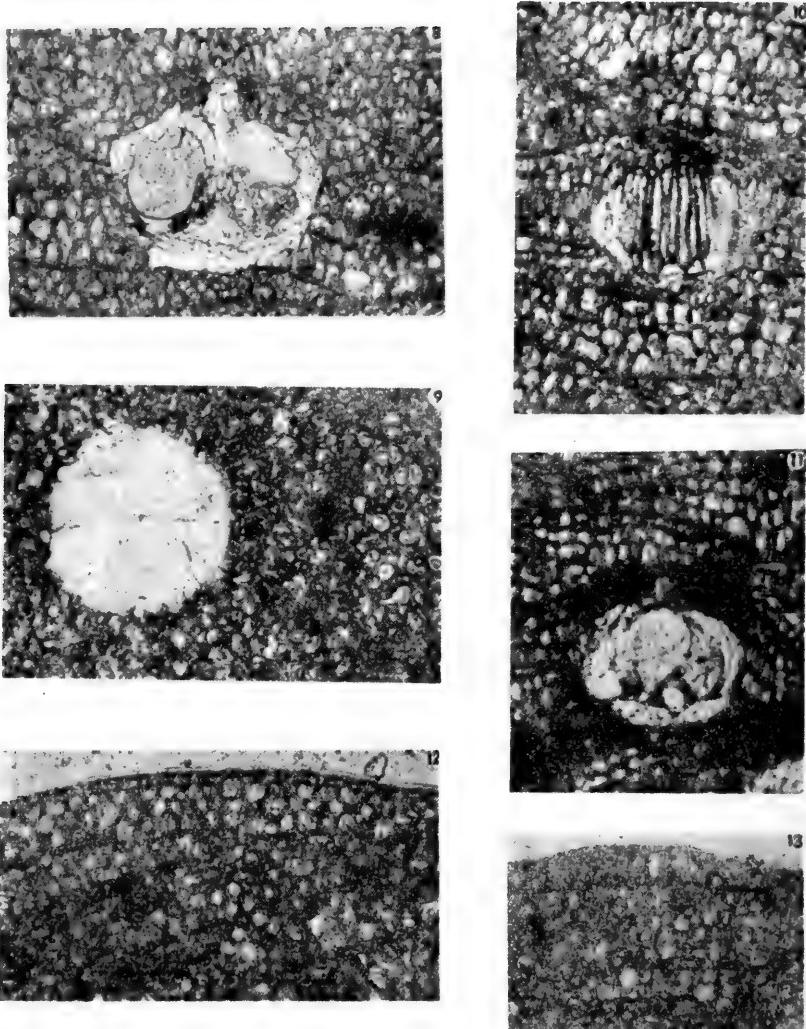


插图 8 通过孢子排出孔的生殖窝纵切面。突起占围层透镜状体厚度的三倍。这个排出孔开口于一个围层组织透镜状体的中部。标本号 1。可与 Elliott 的图版 1 图 3 和图版 4 图 3—6 比较。

插图 9 生殖窝横切面, 示其圆形的轮廓。标本号 5。可与 Elliott 的图版 4 图 1 比较。

插图 10 一个生殖窝纵切面, 很可能为一些不育细胞, 其壁似已钙化。标本号 6。可与 Elliott 的图版 3 图 2 比较。

插图 11 一个生殖窝纵切面, 中部很可能是一个孢子囊, 侧方为一个长形的不育细胞, 其细胞内物质已被明亮的方解石交代。此方解石外部有黑色的壁。孢子囊的切面度量数据: 高: 0.095 毫米; 宽: 0.074 毫米; 柄高: 0.021 毫米。标本号 6。

插图 12 一个突起表面的纵切面, 示三层围层细胞, 一层具有钙化壁的立方体状不育细胞, 以及很扁平的表、具有不钙化的侧壁和外壁的皮细胞。标本号 2。

插图 13 原植体表面的纵切面, 示一个刺细胞或巨细胞的基部, 介于围层细胞与不育细胞之间。薄片号 1。所有切面均 $\times 145$ 。

情况，即在化石中几个生殖窝也可以排列成行。

3. 结论

通过这项比较研究，试图说明看来属于同一个属的这两种钙藻之间的相似性：组织的解剖构造相同，构成这两种钙藻的不同组分——基层细胞，围层细胞及生殖窝的大小属于同一数量级。

此外，把 *Hydrolithon* 属（模式种为 *H. reinboldii*，其化石代表为 *H. iranicum*）和 *Aethesolithon* Johnson 1964 属改归入珊瑚藻科红簣藻亚科水石藻族（*Hydrolithoneae*）看来是适当的。该族的特征为：(1) 基层的细胞只有一层，(2) 围层很不规则，大细胞有细胞融合现象，(3) 无性生殖窝具有一个单孔，(4) 刺细胞具有短寿巨细胞。

这个族包括两个属：*Hydrolithon* Foslie 1909，模式种 *H. reinboldii*，包括现代种和化石种；*H. iranicum* (Elliott, 1970), Massieux 1975，产于伊朗早及中渐新世。

Aethesolithon Johnson 1964，该属以其突起具有髓围层和周边围层为特征。有两个化石种，但可能包括尚未发现的现代种。这两个化石种是 *A. problematicum* Johnson 1964，为本属的模式种，产于关岛的中新世；*A. grandis* Johnson 1964，产于关岛的中新世—上新世。

Johnson 的另两个种似乎属于 *Hydrolithon* 属。这两个种是：*Aethesolithon guatamalaense* Johnson 1965，产于危地马拉的中新世早期，该种只有能育的皮壳，突起没有分化成髓围层和周边围层；*Lithothamnium heterothallum* Johnson et Ferris 1950，产于斐济岛 Lau 的中新世，1964 曾将此种归入 *Aethesolithon* 属，该种突起也没有分化成髓围层及周边围层。

应当指出，Johnson 知道 *H. reinboldii*，他于 1964 年在关岛的一些现代材料中引述和图示这个种，当时称之为 *Goniolithon reinoldi* Weber van Bosse et Foslie。

Hydrolithon 早在中新世即已出现，该属和 *Aethesolithon* 的存在，说明这个类群的古老性。因此，不能象 Adey 和 MacIntyre 于 1973 年那样提出 *Hydrolithon* 来源于 *Aethesolithon* 的假设。

尚有许多疑难之点，还有待于通过详细研究现代种类之后，才能更好地理解化石种，特别是：(1) 基层与围层的关系、围层的起源、围层的透镜状体的形成过程、围层细胞的进化，以及细胞融合的过程。(2) 在藻体生长过程中，立方形的皮层细胞的发育过程。(3) 生殖器官的研究，主要是要消除 *H. iranicum* 的多孔无性生殖窝与 *Hydrolithon* 的其余各种及 *Aethesolithon* 的单孔无性生殖窝之间的矛盾；旋回性和周期性的繁殖，或者终年繁殖。(4) 研究 *Hydrolithon* 的其它现代种，并寻找可能具有 *Aethesolithon* 型突起构造的现代种类。

[齐文同 译]

参 考 文 献

- Adey, W.H.: The Algal Tribe Lithophylleae and its included genera. In: Studies of *Lithophyllum* and related genera. Part II, Quart. Colorado School Mines 60 (2), 66–102, 12 pl. (1965).
- Adey, W.H.: A revision of the Foslie crustose coralline Herbarium. Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skrift. 1, 46 p. (1970).
- Adey, W.H., MacIntyre, I.G.: Crustose coralline Algae: a Re-evaluation in the Geological Sciences. Geol. Soc. Am. Bull. 84, 883–904 (1973).
- Cabioch, J.: Études sur les Corallinacées. Croissance et mode de réalisation du thalle; conséquences systématiques et phylogénétiques. Thèse Doct. es-Sci. Nat.: Robin et Mareuge, 288 p., 12 pl., 40 figs. Cahiers de Biologie marine, Paris, I – caractères généraux de la cytologie, 12, 121–186 (1971); II – Morphogenèse; conséquences systématiques et phylogénétiques 13, 137–287 (1972).
- Elliott, G.F.: *Pseudaelthesolithon*, a calcareous Alga from the Fars (Persian Miocene). Geol. Romana 9, 31–42 (1970).
- Foslie, M.: Three New Lithothamnia. Kong. Norske Vidensk Selsk. Skrift 1901–1, 1–5 (1901).
- Foslie, M.: New Lithothamnia and systematical remarks. Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skrift. 1905–5, 1–8 (1905).
- Foslie, M.: Algologiske Notiser VI. Kong. Norske Vidensk. Selsk. Skrift. 1909–2, 1–63 (1909).
- Foslie, M., Printz, H.: Contributions to a Monograph of the Lithothamnia. Kong. Norsk. Vidensk. Selsk. Museet, 60 p., 75 pl. (1929).
- Johnson, J.H.: Limestone-Building Algae and Algal Limestone. Colorado School Mines, 297 p., 139 p. (1961).
- Johnson, J.H.: Fossil and recent calcareous Algae from Guam. Geol. Survey USA, Professional Paper, Wash. 403–G, 40 p., 15 pl. (1964).
- Johnson, J.H., Ferris, B.J.: Tertiary and Pleistocene Coralline Algae from Lāu, Fiji. Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Hawai Bull. 201, 1–27 (1950).
- Johnson, J.H., Kaska, H.V.: Fossil Algae from Guatemala. Prof. Contrib. Colorado School Mines 1, 152 p., 47 pl. (1965).
- Lemoine, M.: Structure anatomique des Melobesiees. Application à la classification. Ann. Inst. Ocean., Paris 2, 213 (1911).
- Mason, L.R.: The crustaceous coralline algae of the Pacific coast of the United States, Canada and Alaska. University of California, Publ. Botany, Berkeley 26 (4), 313–390 (1953).
- Weber van Bosse, A., Foslie, M.: The Corallinaceae of the Siboga Expedition. Siboga Expeditie LXI. Leiden: Brill 1904, 110 p.

希腊埃维厄岛一种湖相中新世核形石 红藻(海索面目)的繁殖周期*

[法] J. P. 阿道夫

本文所研究的这些核形石红藻是由 Claude Guernet 在希腊埃维厄岛进行地质考察期间发现的。由于中新世的湖泊广泛分布，所以这些核形石红藻呈单个或胶结状态广布于泥灰岩中。

用肉眼可以看出浅色带和暗色带。除去碳酸盐之后，便见到由强烈扭卷的红藻管形成的红色生物组织。这些管的直径可达 20 微米，但大多数则只有 2—3 微米。这种构造由一个具有四个十字形排列的细胞(肋丝)轴丝体和皮层内的一些 V 形细胞组成。杯状的细胞表示皮层的分化。这种藻很可能属于海索面目 (Nemalionales) (见 Borelly, 1970 和 Magne, 1961) 的鱼子菜科 (Lemaneaceae)。

这种红藻生殖器官的几个组成部分是：

雌性器：藏卵器覆有受精丝，其上常常有不动精子。

雄性器：藏精器形如松果，包括一个茎器及一些具有能释出精子的精囊的大细胞。

丛状生殖胚，由卵子受精并且产生囊果所形成的。

囊果产生囊孢子。囊孢子在成熟时经一个孔释出。每个囊孢子发育成一个原植体，与前面所描述的一样。

染色体分裂可以导致产生典型的四分孢子，连接于类似第二类的茎器上。

四分孢子将长成一个雌性或雄性原植体。一个繁殖周期包括三个阶段——配子体、果孢体及四分孢体，见插图 1。

迄今为止，尚未发现红藻的海索面目类群的化石代表。正如 Adolphe 和 Rofes (1973) 所见，海索面目在中新世进入湖泊环境，形成了类似现代河流中的那种结核状体。值得注意的是，这些红藻不与蓝藻或绿藻共生。

这里所描述的资料很重要，因为可以辨认出一个完整的繁殖周期，并且可以研究在化石形成作用中的变化。

染色分析的结果，果胶和纤维素只受到部分破坏，淀粉也是这样。按照 Adolphe 和 Rofes (1973) 的意见，真菌藻或者皮壳状藻类的碳酸钙分泌作用和细菌的碳酸钙分泌作用之间有根本区别。细菌促进水生植物纤维质的分解。

这种核形石红藻要求的主要生态因素可以概括如下：相对稳定的温暖气候，由于从春天到秋天通常干旱而其余时间有短期降雨，因此水面有季节性的涨落。类似的中新世

* 原题 “Reproduction Cycle of an Oncolithic Red Alga (Nemalionales) of the Lacustrine Miocene of Eubœa (Greece)”，作者 J. -P. Adolphe。

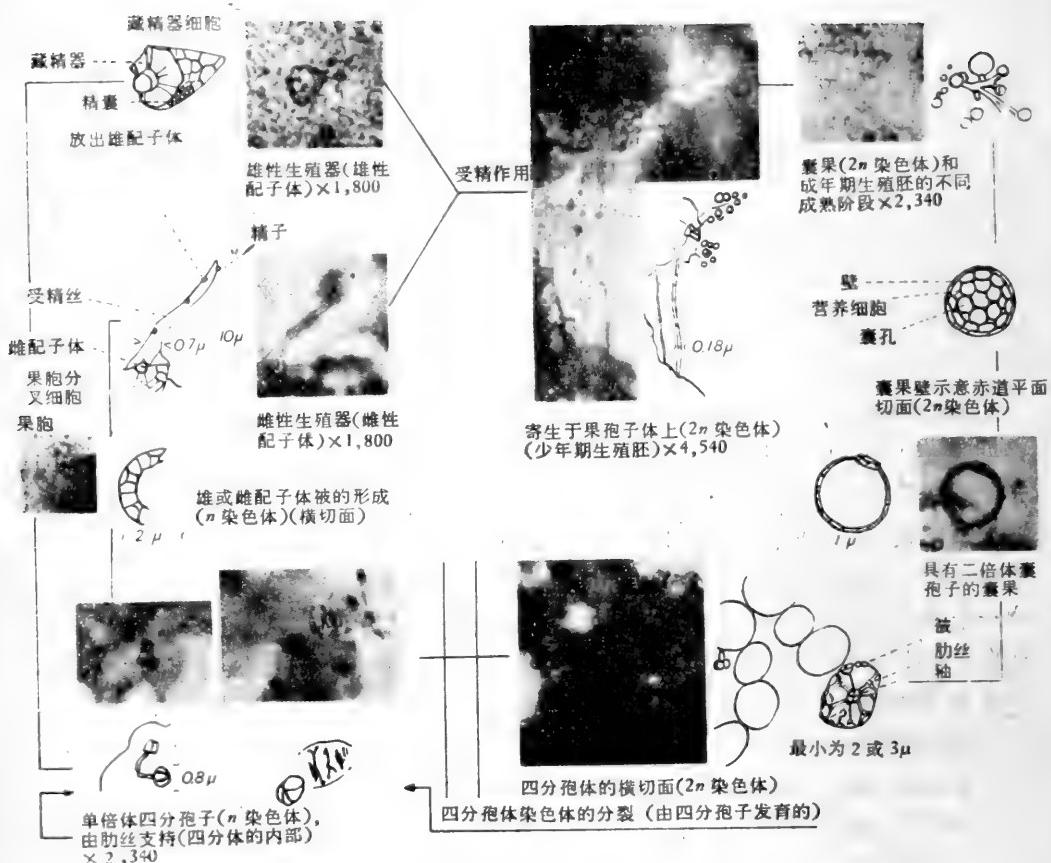


插图1 一种核形石红藻(海索面目)的繁殖周期。湖相,中新世,埃维厄岛(希腊)。

沉积岩相还见于阿尔及利亚、阿基坦西南部、黎巴嫩和西西里;进一步研究将会查明,第四纪的这个时期在地中海是否存在着等时性的生态状况。

[齐文同 译]

参 考 文 献

- Adolphe, J.P., Rofes, G.: Concrétonnements calcaires de la Lévrerie (cours d'eau expérimental; affluent de l'Epte, sous-affluent de la Seine, département de l'Eure). Bull. A.F.E.Q. 2, 79-87 (1973).
- Adolphe, J.P., Billy, C.: Biosynthèse de calcite par une association bactérienne aérobie. C.R. Acad. Sci. (Paris) 278, 2873-2875 (1974).
- Bourrelly, P.: Les Algues d'eau douce. Collection Faunes et flores actuelles. Paris VI: Boubée 3. 1970.
- Guernet, C.: Etudes géologiques en Eubée et dans les régions voisines (Grèce). Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. P. et M. Curie, Paris, 1971.
- Magne, F.: Sur le cycle cytologique de *Nemalion helminthoides* (Velley) Batters. C.R. Acad. Sci. (Paris) 2, 157-159 (1961).
- Magne, F.: Sur la caryologie de 2 Rhodophycées considérées jusqu'ici comme cycle cytologique entièrement haplophysique. C.R. Acad. Sci. (Paris) 252, 4023-4024 (1961).

古生代钙藻的亲缘关系问题*

[英] R. 赖丁

1. 引言

本文将重新评价有关古生代钙藻亲缘关系的一些流行观点。由于传统上常常归入钙藻的古生代化石的亲缘关系有问题，所以有必要作这种重新评价。化石藻类经常归错类，例如，蓝藻可能被描述为绿藻类群，而且有些非藻类化石，尤其是有孔虫和海绵（包括层孔虫）被当成藻类。专门搞化石藻类的人常犯这些错误和因袭这些错误。此后，一些研究沉积学问题和古环境问题的人不加批判地接受了这些错误观点，结果也发生了错误，从而使我们在真实地评价古生代钙藻的多样性、进化、沉积学的重要性和环境意义等方面受到很大限制。

这些困难问题涉及的面很广，必需使我们的讨论局限于主要类群和少数特例；许多属及小的类群则根本未述及。另外，本文此时的主要目的只不过是罗列亲缘关系问题，而对所提出论点的其它意义只是一带而过。现代藻类的分类是按照 Fritsch (1935, 1945) 的分法。

2. 古生代的钙藻

(1) 识别

识别标志总的说来应当根据藻类形态，具体来讲就是根据现代钙藻的形态。这样显而易见的观点还应当阐明，反映了钙藻化石分类工作的现状。

现代钙藻包括蓝藻、绿藻和红藻的分子及黄绿色的颗石藻，褐藻的一个属 (*Padina*) 和某些甲藻包裹。古生代未发现颗石藻、钙化褐藻或者钙化甲藻。曾与古生代化石进行过比较的主要藻类类群包括：红藻中的粘皮藻科、鳞叶藻科和珊瑚藻科，绿藻中的绒枝藻科、松藻科和轮藻科，以及蓝藻。大多数现代钙藻的形态、钙化、生态及其它特征，可以参见诸如 Johnson (1961) 和 Milliman (1974, p 51—75) 等的著作。

(2) 主要类群

古生代钙藻总的分类示于表 1。此表列出了主要的类群及其习惯的分类位置。本节简单回顾一下每个主要类群的亲缘关系问题和它们的范围。

1) 蓝藻。蓝藻不但包括丝状种类而且有球形种类。丝状钙质蓝藻具有管形骨骼，归入多孔层藻（见后面 2 节）。球形蓝藻生活时是否钙化，尚不得而知。这种钙化现象看来好象是个不利因素，因为细胞内会被碳酸钙填满，但是在迅速沉淀的条件下会发生这种情况。已经知道球形种类形成钙球 (Buchbinder 等, 1974, 及其它文献)，这可能是由于死后受到细菌侵袭的结果 (Krumbein 和 Cohen, 1974)。但是，值得怀疑的是这些

* 原题 "Problems of Affinity in Palaeozoic Calcareous Algae"，作者 R. Riding。

钙球是否应当看作是骨骼化石，因为保留下来的骨骼构造细节不多。目前，这种钙球是古生代岩层中仅有的已知蓝藻化石。

表 1 公认的古生代钙藻主要类群

蓝 藻 球形种类	
多孔层藻	Porostromata
绒枝藻科	Dasycladaceae
绿 藻 松藻科	
松 藻 科	Codiaceae
轮 藻	Charophyta
叶 状 藻	
管孔藻科	Solenoporaceae
红 藻 裸松藻科	
裸 松 藻 科	Gymnocodiaceae
珊瑚藻祖先	

但是，非丝状的古生代钙质化石曾归入蓝藻，著名的有 *Renalcis Vologdin, Izheilla Antropov* 及其同义名。但这些化石具有较大的复杂房室状骨骼，最近被认出原来是拟沙户虫超科（Parathuramminacea）的有孔虫（Riding, 1972; Riding 和 Brasier, 1975）。

2) 多孔层藻。这一类管状微体化石是 Pia (1927, 37 页) 建立的，用来包括他认为是钙质蓝藻但未能归入现代类群的那些化石。但 Johnson (1961, 194 页) 将五个属改归松藻科（见下面第 4 节），大大缩小了多孔层藻类群。但是，尚不知有钙化的松藻科分子与这几个属相似，因而认为 Johnson 的作法是不对的 (Riding, 1975, 174 页)。根据现代藻类的类比，有充分证据说明 *Ortonella Garwood* 和 *Girvanella Nicholson et Etheridge* 代表丝状蓝藻的钙化鞘 (Monty, 1967; Riding, 1977)。其它几个多孔层藻属可能也有类似的亲缘关系。虽然这一点还有待证实，但是一些形体较大的复杂分枝种类可能代表其它丝状藻类。为了方便起见，暂将这些形态相似的种类统归一个类群（多孔层藻），待进一步了解其亲缘关系后再行处理。因此，这里将 *Hedströmia Rothpletz, Ortonella Garwood, Bevocastia Garwood, Cayeuxia Frollo* 和 *Garwoodia Wood* 归回多孔层藻。

3) 绒枝藻科。Pia 半个世纪之前的工作，曾使这个科成为化石钙藻最著名的类群之一。然而，这个科还有许多问题。

Pia (1920) 认出了古生代绒枝藻类的三个族 (*Dasyporellae, Cyclocrineae, Primicorallineae*)，主要依据中央茎的形态和分叉的数目和大小加以区分（应当指出，*Dasyporella Stolley* 属已被 Johnson 自绒枝藻科分出来，暂置红藻门中）。这三个族与古生代以后大多数族的区别在于：它们的分叉排列不规则，不轮生，并且没有孢子囊的痕迹。但是，Rezak (1959) 建议增加一个古生代族，即轮孔藻族 (*Verticilloporeae*)，其分枝呈规则轮状，但后来认出这些化石原来是海百合。

托盘海绵科 (*Receptaculitaceae*) 是一个重要的古生代化石类群，其与藻类的总关系以及与绒枝藻类的具体关系均不肯定。这一类群是大化石，呈球形、卵形或椎形，与海绵相似。然而，虽然 Hinde (1884) 提出托盘海绵科是海绵类，其后不久 Rauff (1892) 很快又将其与藻类相比较，近些年来认为它们与绒枝藻科有亲缘关系的观点特别受欢迎。

(Kesling 和 Graham, 1962; Nitecki, 1967, 1972 和参考文献; Byrnes, 1968)。然而, 有人继续提出了托盘海绵科的亲缘关系问题。Rietschel (1969), 经过认真考虑之后, 认为托盘海绵类是藻类, 然而它们代表一个特殊的绿藻类群, 与绒枝藻科不同。Foster (1973) 同意托盘海绵类不能归入现有的任何海绵或藻类类群, 但是他认为, 证据稍许倾向于说明其与海绵有亲缘关系。争论的焦点在于对这类生物的外部形态、内部构造, 以及生长方式和生活时的定向解释不同。托盘海绵类的外表面有整齐排列的板和各种面或裂缝等, 以骨骼两端的极点为圆心, 呈环状排列。一个极(核端或闭端)是由几个板(最初为八个)组成的圈所环绕。另一个极(尖端或口端)则是由许多板组成的圈所环绕。尖端一般有一个孔, 或保存不佳。持海绵说的人, 认为这个孔是小咀, 应当朝向上方。Rietschel (1969) 也认为这种尖端是向上方的, 而确信它在生活时是封闭的。他认为这个尖端是生长端, 因此是钙化弱的一端。与此相反, Nitecki 则认为尖端是向下的, 并且把封闭端(核端)解释为生殖极。Campbell 等 (1974) 在一篇重要著作中虽然支持这两种观点, 但又与之不同。他们同意 Nitecki 认为尖端朝向下方的观点, 但相信(同意 Rietschel) 这端也就是生长端。有人根据其表面上小板叠覆方式的研究 (Gould 和 Katz, 1975), 支持后一种观点, 即小板在尖端部生出, 而在核部的小板最老。托盘海绵生活时尖端向下方, 形成封闭的骨骼, 很难与海绵的形态等同起来; 但其朝向下方的生殖极也与现代的绒枝藻科的情形相矛盾。托盘海绵类的生长方式与植物相似, 藻类是已知仅有的钙化植物, 并且托盘海绵类的一般构造确实与绒枝藻科分子相似。因而, Rietschel 的观点认为托盘海绵类是一类相似于绒枝藻类、但又与其有区别的绿藻, 这种观点成为它们具有亲缘关系的一种最有说服力的流行说法。

一个与此有关的问题是环毛藻科 (Cyclocrineae) 的分类位置问题。大多数研究者认为这个科与托盘海绵类不同, 而 Nitecki (1972, 13 页) 则认为环毛藻科属于托盘海绵类。因而, 涉及到托盘海绵亲缘关系的争论也应当包括已被广泛承认为绒枝藻科的环毛藻类。

在 Pia 的著作之后, 出现了一种倾向, 认为相当小的, 并且形态相当简单的古生代化石是绒枝藻科的分子。这种化石包括一系列的管状微体化石, 例如 *Dvinella Khvirova*, *Uraloporella Korde*, *Anthracoporellopsis Maslov* 和 *Kamaena Antropov* 等, 这些属的时代均为晚古生代, 并且构成一个广泛分布而很有特色的形态类群 (Riding 和 Jansa, 1974)。有一个类似的属 *Dnezzella Maslov* 曾被 Maslov (Johnson, 1963) 归入红藻, 而被 Racz (1965) 归入松藻科。虽然都倾向于将这些属的纤维状外壁构造解释成孔, 但孔没有清晰的界限, 并且这些属一般都具有隔壁。很难理解这些属怎能被当成了绒枝藻类。这些属的一般形态不象绒枝藻科; 它们不具相对较大的孔, 而经常看作是绒枝藻科的古生代较小的不规则种类如 *Vermiporella Stolley* 和 *Epimastopora Pia* 则有这种孔; 并且它们具有隔壁, 这一性质更使得它们不可能与绒枝藻科有亲缘关系, 因为绒枝藻类具多核并且机体呈管状。这些小化石的大小和形态方面更与认为它们和有孔虫有亲缘关系的观点相一致 (Riding 和 Jansa, 1974), 但认为它们与绒枝藻科有亲缘关系的观点仍在坚持。在解决这个问题时所遇到的一些困难, 是由于对其中 *Uraloporella* 属隔壁性质的认识不一致造成的 (Riding 和 Jansa, 1974; Mamet 和 Roux, 1975)。即使如此, 具有清晰隔壁构造的属还曾归入绿藻 (Mamet 和 Roux,

1975)，而对广见的钙质绿藻无隔壁这一性质则只字不提。有人建议将这类种属的一部分归入海绵 (Termier 等, 1975)，更扩大了这个争论。在上古生代，这些相当微细的化石局部地方已是重要的沉积物来源和组成部分，所以它们亲缘关系的解决是一桩重要事情。

4) 松藻科。Pia (1927, 59 页) 只辨认出两个古生代的属作为松藻科的分子：*Palaeoporella* Stolley 和 *Gymnocodium* Pia。他后来又把 *Gymnocodium* 移入红藻 (见下面，第 8 节)。其后的工作又给松藻科补充了许多古生代的属，如泥盆纪的 *Lancicula* Maslov 和 *Litanaia* Maslov, 石炭纪的 *Palaeocodium* Chiarugi 和 *Orthriopsisphon* Johnson et Konishi, 以及二叠纪的 *Succodium* Konishi。但这方面还有另两项重要进展：第一，叶状藻类全部归入松藻科(见下，6))；第二，Johnson (1961, 96—99 页) 将 *Hedströmia*, *Ortonella*, *Bevocastria*, *Cayeuxia* 和 *Garwoodia* 由多孔层藻改归松藻科。Johnson 似乎推测无隔壁、分叉和管状形态特征等说明它们与松藻科有亲缘关系。但这种观点却忽视了这些化石与现存的松藻科的大小和形态的巨大差异，忽视了象 *Ortonella* 这样的种类与钙质蓝藻之间的关系。这些属被归回多孔层藻 (见上面 2) 节)。

5) 轮藻。轮藻的藏卵器见于晚志留世以来的地层。在形态上它与伞形类相似，长期以来一直当作有孔虫，但近来有人，尤其是苏联的研究者，将它们与轮藻进行比较。轮藻门与伞形类的相似之点是，二者均有两个极孔。此外，Mamet (1970) 曾根据伞形类具有顶盖，否认它与有孔虫有亲缘关系。然而，轮藻门也没有这种构造，并且其外壁的构造也与伞形类不同；伞形类的外壁是纤维状的，而轮藻的外壁则呈颗粒状。因此，看来伞形类与有孔虫和轮藻门均不相同。Peck (1974) 提出了这种论点，并建议目前应把伞形类看作是有疑问的微体化石。

Langer (1975) 注意到 *Sycidium* Sandberger 与其它轮藻门之间的形态区别。他曾提出，*Sycidium* 代表一个新的绿藻类群，与轮藻门相似，但与之有截然区别。

6) 叶状藻类。Pray 和 Wray (1963, 209 页) 把晚古生代叶片状的化石称为叶状藻类，根据其外部形态构成一个同形的类群，但它们的亲缘关系可能为异源。主要的属包括 *Calcifolium* Shvetsov et Birina, *Anchicodium* Johnson, *Ivanovia* Khvorova, *Archaeolithophyllum* Johnson 以及 *Eugonophyllum* Konishi et Wray. *Archaeolithophyllum* 的细胞内部结构特殊，说明该属与红藻有亲缘关系(见下面, 9)节)。其它属过去一般认为是松藻科(见 Johnson, 1963, 第 8 页)，然而 Perret 和 Vachard (1975) 曾经提出 *Calciformis* 是一种钙质海绵，而 Wray 等 (1975) 则指出此属与现代的鳞叶藻科的红藻相似。

尤其是 *Eugonophyllum* 和 *Ivanovia* 的外部形态与鳞叶藻科很相象。但很难进一步作比较，因为叶状藻类的内部构造保存不佳。然而有趣的是，这种不佳的保存状况也与鳞叶藻科相一致，因为鳞叶藻科的矿物成分为准稳态的文石。然而 *Eugonophyllum* 的似生殖器官的构造位于体内，或部分位于体内，这说明它们又不是鳞叶藻科的。而 *Ivanovia* 则是目前与鳞叶藻科最接近的叶状藻属 (Wray, 私人通信)。

7) 管孔藻科。自从上世纪末以来，认为这个重要类群属于红藻并与珊瑚藻科关系密切的观点就已得到普遍承认 (Johnson, 1960, 1—2 页)。然而，珊瑚藻类与管孔藻之间有重大差异 (Johnson, 1961, 72 页)。管孔藻类的细胞一般较大，横切面一般呈多

角形，而不呈方形；与珊瑚藻类相比，细胞的横隔发育较不规则，组织分化及生殖构造均少见。这些特征的情况应使我们不能将管孔藻类与珊瑚藻科比较得过于密切。确实，管孔藻虽然可能是藻类，但却不能肯定，尽管很少承认这一点。特别重要的是管孔藻类与某些床板珊瑚是同形的。当然骨骼构造的细节——明显的隔壁及壁孔——也有重要差别，而所有的床板珊瑚均无此种特征。管孔藻类与某些床板珊瑚两者内部构造的相似性是引人注目的。在某些情况下，唯一的显著差别是床板珊瑚多数比管孔藻类大5—10倍。鉴于管孔藻是一种沉积学上重要的、时限长的大化石，然而令人奇怪的是，它竟然是一种被忽视的类群。进一步研究这个科的亲缘关系、包括它们与珊瑚藻科关系的工作早该进行了。

8) 裸松藻科。Pia 起先把 *Gymnocodium* 的标本归入绒枝藻科的属——*Macroporella Pia*，但后来认为它可能是松藻科的分子，并建立了 *Gymnocodium* 属 (Pia, 1920)。以后他又修正了自己的观点，将 *Gymnocodium* 与 *Galaxaura* 比较，因而将它归入红藻 (Pia, 1937)。Elliott (1955) 支持这种解释，建立了另一个属，即 *Permocalculus*，并且把这两个属一起放入一个新科——裸松藻科。

然而，*Gymnocodium* 与 *Permocalculus* 的相似程度及其亲缘关系还都有些问题。*Gymnocodium* 不象松藻科，而 *Permocalculus* 则可能更象绒枝藻科的某些分子。Praturlon (1963) 就曾在少数 *Permocalculus* 的标本中发现过 *Atractyliopsis* (一种绒枝藻科的充填茎)。在这种情况下，区别某些松藻科、绒枝藻科及粘皮藻科时所遇到的这些困难，可能是由于这些类群形态发生的趋同现象造成的。这些困难突出地说明了，即使在相对研究得较好的属中，也存在着藻类形态解释的可靠性问题。

9) 珊瑚藻祖先及其它红藻。这个多元发生的并且棘手的晚古生代化石类群，可以大致分为细胞状种类和纤维状种类。具有细胞状构造的属包括 *Archaeolithophyllum*、*Cuneiphycus Johnson* 及 *Keega Wray*，曾把这些属称为“珊瑚藻祖先” (Wray, 1971)。这个名称所表述的系统发育关系有些使人误解，并且其中的一个 *Keega* 属已经重新解释为层孔虫类 *Stachyodes Bargatzky* (Riding, 1974) 属的一种片状形态。然而，*Archaeolithophyllum* 显示出清晰的细胞状构造，并且有组织分化现象，这表明该属与皮壳状的珊瑚藻类有关系(如果只根据外形考虑的话，本属叶片状的形态使它可以归入叶状藻类——见前面第6节)。珊瑚藻形的细胞状亚类中应当加上 *Archaeolithoporella Endo*，该属呈重叠的皮壳状，并有生殖窝状构造，这些特征会使你联想到现代的皮壳状珊瑚藻 *Lithoporella Foslie* (Johnson, 1963, 98页)。

纤维状种类包括 *Ungdarella Maslov*、*Komia Korde* 及 *Foliophycus Johnson*。这些圆柱分枝状化石内部呈丛状、绳状的形态，这可能有部分原因是由于成岩变化使得微细的细胞构造变模糊而造成的。这些种类的亲缘关系不明(虽然习惯上认为与红藻有关)，而 *Komia* 还曾被当作是层孔虫类 (Wilson 等, 1963)。这些属之间的间隔程度也有待澄清。*Foliophycus* 与 *Ungdarella* 很相似。此外，Toomey 和 Johnson (1968) 归入 *Ungdarella* 属的美国西南部保存完好的标本，Wilson (1969) 则主张是 *Komia* 属。

3. 讨论

在此不拟全面修订古生代钙藻的分类方案。然而，要指出的是，上述问题是如何使

我们对普遍接受的主要类群的观点发生了改变。应当考虑两种修订。第一种修订涉及古生代钙藻主要传统分类单位能否成立的问题，第二种修订则涉及这些分类单位的范围问题。

(1) 主要类群

亲缘关系的这些问题并不一定要求对于主要类群本身的地位作什么改变。叶状藻和珊瑚藻祖先等是多源发生的类群，而裸松藻科的地位则曾一度受过怀疑。但是，这里所讨论的类群之中，唯一没有列出属的类群，就是钙化的非丝状蓝藻。这个类群原来包括象 *Renalcis* 这样的属。很可能除了成岩钙球之外，这个类群的代表还将见于古生代。然而，因为目前还不能肯定将任何属归入这个类群，所以未将它列入表 2 所示的修正分类方案之中。叶状藻类的情况就不大一样了。我们将叶状藻类的几个属改归入其它类群，这显然反映了对这些属可能的亲缘关系有了进一步理解。然而叶状藻类一词仍具有形态学价值，尤其是在沉积学的研究方面更是如此。但因为这里主要关心的是按照亲缘关系进行分类，所以叶状藻这个分类单位理应取消。但是，还有若干叶状藻类属的亲缘关系仍未肯定，所以保留这个类群来容纳这几个属较为方便。

表 2 经过修订的古生代钙藻主要类群, 右栏表示错误分类及错误鉴定

(球状蓝藻)	包括有孔虫
多孔层藻	
绒枝藻科	包括海百合和(?)有孔虫
托盘海绵科	由绒枝藻科分出来的
松藻科	包括多孔层藻
轮藻	伞形类及 <i>Sycidium</i> 分开
叶状藻类	包括珊瑚藻祖先, 鳞叶藻科和(?)海绵
管孔藻科	
裸松藻科	可能包含绿藻
鳞叶藻科	由叶状藻类分出来的
珊瑚藻祖先等	包括层孔虫

2) 主要类群的内容

识别出错误的鉴定，将误定为其它藻类类群的藻归入真正的分类位置，或者是将非藻化石改属正确的门类。这些变化概括在表 2 里。这种变化涉及了管孔藻科以外的每个类群的内容，并且只有管孔藻科和多孔层藻的属保持原来的情况。

分类位置错误的藻类包括松藻科中的多孔层藻分子，叶状藻类中的珊瑚藻祖先和可能的鳞叶藻分子，可能还有裸海松藻科中的 *Gymnocodium* 和 *Permocalculus* 等属。

非藻化石及可能的非藻化石包括 *Renalcidae* (有孔虫)、*Verticillloporeae* (海百合)，*Donezella* 和 *Uraloporella* 等(有孔虫?)，*Calcifolium* (海绵?)，以及包括在珊瑚藻祖先中的层孔虫等。伞形藻类的亲缘关系不肯定。

3) 古生代钙藻的小结

表 1 所列的主要类群分为四大类：真正的藻类，可能的藻类，亲缘关系不定的藻类，以及非藻类。

归入绿藻类群中的化石(绒枝藻科、松藻科、轮藻门)看来基本是藻类。归入管孔藻科、多孔层藻、鳞叶藻科及托盘海绵科，以及若干“珊瑚藻祖先”可能是藻类。在此我们还

可以指出，研究较详的多孔层藻属看来是钙化的蓝藻藻丝体的鞘。亲缘关系不肯定的化石包括若干叶状藻类 (*Calcifolium* 可能是一种海绵)、若干珊瑚藻祖先等(例如 *Cuneiphycus* 和 *Ungdarella*)，小型带隔壁的管状化石 (*Donezella*、*Uraloporella* 等等)，这些化石都一度被称作绿藻，但很可能是有孔虫和伞形类。非藻化石中以前划分为藻类的包括 *Renalcidae*、海百合类定为 *Verticillloporeae* 的分子，以及以前误称为 *Keega* 的层孔虫 *Stachyodes* 属。

这些观察结果，使我们对钙藻在古生代的多样性及沉积学的重要性认识受到了限制。在古生代的一些时期，钙藻看来似乎种类不多，部分是由于搜集不够所致。Johnson 和 Konishi (1958, 第3页) 对泥盆纪提出了这个论点。遗憾的是，以后为了弥补这一缺陷，在泥盆纪藻类的研究中，把非藻化石当成了藻类。我们的知识无疑还是很不完全的，然而现在看起来更可能的是多样性弱确实是钙藻在整个古生代的一般特征。实际上在整个古生代，除了轮藻(晚志留世以来)和鳞叶藻科(石炭纪以来)之外，我们能认出所有主要的真正藻类类群以及可能的藻类。这些事实更加强了整个古生代多样性弱的观点。如果现代的情况有一点指导意义的话，这种多样性弱的现象就不太奇怪了；现代有非常多多种多样的藻类，但其中只有少数的钙化种类。

现在很清楚，从沉积学角度来看比较重要的古生代钙质“藻类”当中，有一些并不是真正的藻类。这当中包括 *Renalcis* 等，*Keega* (*Stachyodes*)，以及 *Danazella* 和 *Uraloporella* 等。古藻类学的损失就是其它学科的收益，并且至少对 *Keega* 和 *Renalcids* 这两个非藻类群而言，阐明其亲缘关系是很重要的，这种重要性超过了纯粹沉积学的范畴。认出 *Keega* 是层孔虫很有意思，因为这已经使人们注意到了若干片状层孔虫间骨骼的基部构造变化 (Riding, 1974)。认出 *Renalcids* 是有孔虫，使得对钙质有孔虫的早期历史有深入的了解，因为 *Renalcids* 见于寒武纪最早期的地层，甚至可能见于真正的前寒武纪最晚期的地层 (Riding 和 Brasier, 1975)。揭示 *Donezella* 和 *Uraloporella* 等与有孔虫的亲缘关系，对于研究晚古生代有孔虫是很重要的，因为它将纠正有关古生代有孔虫形态方面的相当保守的流行观点，并且会增加不少属，包括一些泥盆纪的种类。

[齐文同 译]

参考文献

- Buchbinder, B., Begin, Z.B., Friedman, G.M.: Pleistocene algal tufa of Lake Lisan, Dead Sea area, Israel. Israel J. Earth Sci. **23**, 131–138 (1974).
- Byrnes, J.G.: Notes on the nature and environmental significance of the Receptaculitaceae. Lethaia **1**, 368–381 (1968).
- Campbell, K.S.W., Holloway, O.J., Smith, W.D.: A new receptaculitid genus *Hexabactron*, and the relationships of the Receptaculitaceae. Palaeontographica **146**, 52–77 (1974).
- Elliott, G.F.: The Permian calcareous alga *Gymnocodium*. Micropaleontology **1**, 83–91 (1955).
- Foster, M.: Ordovician receptaculitids from California and their significance. Lethaia **5**, 35–65 (1973).
- Fritsch, F.E.: The Structure and Reproduction of the Algae. Vol. I. Cambridge: Univ. Press 1935.
- Fritsch, F.E.: The Structure and Reproduction of the Algae. Vol. II. Cambridge: Univ. Press 1945.
- Gould, S.K., Katz, M.: Disruption of ideal geometry in the growth of receptaculitids: a natural experiment in theoretical morphology. Paleobiology **1**, 1–20 (1975).
- Hinde, G.J.: On the structure and affinities of the family of the Receptaculitidae, including therein the genera *Ischadites*, Murch. (*Tetragonis*; Eichw.); *Sphaerospongia*, Pengelly; *Acanthoconia*, gen. nov.; and *Receptaculites*, DeFrance. Quart. J. Geol. Soc. London **40**, 795–849 (1884).
- Johnson, J.H.: Paleozoic Solenoporaceae and related red algae. Colorado School of Mines Quart. **55**, 3, 1–77 (1960).
- Johnson, J.H.: Limestone-Building Algae and Algal Limestones. Boulder: Colorado School of Mines, 1961.
- Johnson, J.H.: Pennsylvanian and Permian algae. Colorado School of Mines Quart. **58**, 3, 1–211 (1963).
- Johnson, J.H., Konishi, K.: A review of Devonian algae. Colorado School of Mines Quart. **53**, 2, 1–84 (1958).
- Johnson, J.H., Konishi, K.: Studies of Silurian (Gotlandian) algae. Colorado School of Mines Quart. **54**, 1, 3, 131–158 (1959).
- Kesling, R.V., Graham, A.: *Ischadites* is a dasycladacean alga. J. Paleontol. **36**, 943–952 (1962).
- Krumbein, W.E., Cohen, Y.: Biogene, klastische und evaporitische Sedimentation in einem mesothermen monomiktischen ufernahen See (Golf von Aqaba). Geol. Rundschau **63**, 1035–1065 (1974).
- Langer, W.: Ein neuer Fund von *Sycidium* G. Sandberger im westlichen Devon. First Intern. Symp. Fossil Algae, absts., 18 (1975).
- Mamet, B.L.: Sur les Umbellaceae. Can. J. Earth Sci. **7**, 1164–1171 (1970).
- Mamet, B., Roux, A.: *Jansaella ridingi*, nouveau genre d'Algue? dans le Devonien de l'Alberta. Can. J. Earth Sci. **12** (1975).
- Milliman, J.D.: Marine carbonates. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1974.
- Monty, C.L.V.: Distribution and structure of Recent stromatolitic algal mats, eastern Andros Island, Bahamas. Ann. Soc. Géol. Belg. **90**, 3, B55–B100 (1967).
- Nitecki, M.H.: Systematic position of receptaculitids. Abst. Geol. Soc. Amer. Ann. Meet. 165–166 (1967).
- Nitecki, M.H.: North American Silurian receptaculitid algae. Fieldiana, Geology **28**, 1–108 (1972).
- Peck, R.E.: On the systematic position of the umbellids. J. Paleontol. **48**, 409–412 (1974).
- Perret, M.-F., Vachard, D.: Sur l'appartenance du genre *Calcifolium* (Algae auct.) aux Pharétrones (Porifera). C. R. Acad. Sci. Paris **280**, D, 2649–2652 (1975).
- Pia, J.: Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide. Abh. zool.-botan. Ges. **11**, 2 (1920).
- Pia, J.: Thallophyta. In: Handbuch der Paläobotanik. M. Hirmer (ed.), Pt. 1. München–Berlin: Oldenbourg 1927, pp. 31–136.
- Pia, J.: Die wichtigsten Kalkalgen des Jungpaläozoikums und ihre geologische Bedeutung. Proc. 2nd Congr. Avanc. Et. strat. Caro. **2**, 765–856 (1937).
- Pray, L.C., Wray, J.L.: Porous algal facies (Pennsylvanian), Honaker Trail, San Juan Canyon, Utah. In: Shelf Carbonates of the Paradox Basin, Four Corners Geol. Soc. Symp., 4th Field Conf. 1963, pp. 204–234.

- Praturlon, A.: Dasycladaceae from Upper Permian of the Dolomites. *Geol. Romana* **2**, 119–150 (1963).
- Rácz, L.: Carboniferous calcareous algae and their associations in the San Emiliano and Lois-Cigüera Formations (Prov. Léon, NW Spain). *Leidse Geol. Med.* **31**, 1–112 (1965).
- Rauff, H.: Untersuchungen über die Organisation und systematische Stellung der Receptaculitiden. *Abh. Math.-Phys. Classe K. König. bay. Akad. Wiss.* **17**, 3, 645–722 (1892).
- Rezak, R.: New Silurian Dasycladaceae from southwestern United States. *Colorado School of Mines Quart.* **54**, 1, 115–129 (1959).
- Riding, R.: Calcareous algae and some associated microfossils from Ancient Wall reef complex (Upper Devonian), Alberta. *Abst. Bull. Am. Ass. Petrol. Geol.* **56**, 648 (1972).
- Riding, R.: The Devonian genus *Keega* (Algae) reinterpreted as a stromatoporoid basal layer. *Palaeontology* **17**, 565–577 (1974).
- Riding, R.: *Girvanella* and other algae as depth indicators. *Lethaia* **8**, 173–179 (1975).
- Riding, R.: Calcified *Plectonema* (blue-green algae), a Recent example of *Girvanella* from Aldabra atoll. *Palaeontology* **20**, 33–46 (1977).
- Riding, R., Brasier, M.: Earliest calcareous foraminifera. *Nature* **257**, 208–210 (1975).
- Riding, R., Jansa, L.F.: *Uraloporella* Korde in the Devonian of Alberta. *Can. J. Earth Sci.* **11**, 1414–1426 (1974).
- Rietschel, S.: Die Receptaculiten. *Senckenbergiana Lethaea* **50**, 465–517 (1969).
- Termier, H., Termier, G., Vachard, D.: Sur la systématique et la phylogénie des Moravamminida et des Aoujgalia. *First Intern. Symp. Fossil Algae*, abst., 40 (1975).
- Toomey, D.F., Johnson, J.H.: *Ungdarella americana*, a new red alga from the Pennsylvanian of southeastern New Mexico. *J. Paleontol.* **42**, 556–560 (1968).
- Wilson, E.C.: No new *Ungdarella* (Rhodophycophyta) in New Mexico. *J. Paleontol.* **43**, 1245–1247 (1969).
- Wilson, E.C., Waines, R.H., Coogan, A.H.: A new species of *Komia* Korde and the systematic position of the genus. *Palaeontology* **6**, 246–253 (1963).
- Wray, J.L.: Algae in reefs through time. *Proc. 1969 N. Am. Paleontol. Conv. J.* 1358–1373 (1971).
- Wray, J.L., James, N.P., Ginsburg, R.N.: The puzzling Paleozoic phylloid algae: a Holocene answer in squamariacean calcareous red algae. *Am. Assoc. Petrol. Geol., Dallas Conv. Abstr.* 82–83 (1975).

托盘海绵类是钙藻但不是绒枝藻类*

〔西德〕 S. 里切尔

在埃尔兰根国际化石藻类会议期间，有几位报告人提到了托盘海绵类。在“古生代钙藻的亲缘关系”的文稿中，Riding 论述了这些托盘海绵的性质，推测它们可能是海绵。会议期间的讨论使我确信这样的提法是有意义的，它将有助于解决以前关于托盘海绵性质的一些问题。除了其它人之外，我特别感谢 Robert Riding 在讨论中不断地提出问题。

托盘海绵类或是被当作动物遗体（多数当作海绵），或是被当作钙藻。最早把它们归入钙藻并与绒枝藻科对比的应首推 Rauff (1892)。有些作者同意他的解释，但许多作者不赞成。近年来，认为是藻类的观点又得到了赞同，主要是 Byrnes (1968)、Nitecki (1967、1970) 和 Rietschel (1969、1970) 的赞同。因为有不同的论证方法，并且对托盘海绵体的生活位置有不同的或实际上相反的两种解释，结果对于托盘海绵类在化石藻类及今生藻类中的位置产生了两种不同的假设。如果按照 Nitecki 的论证方法，简单说来，既然我们认为环毛藻类——这个大约一百年来无争议的绒枝藻是一种 托盘 海绵，因而将托盘海绵类也看成是绒枝藻类。我考虑到生物学证据，曾尝试提出了对托盘海绵类的解剖特征的分析 (1969)，近来得到了 Gould 和 Katz (1975) 的一些研究结果的证实。把托盘海绵类与不同的动植物类群加以比较之后，我提出托盘海绵类的分类位置位于原植体植物中，而且还看到了它与绒枝藻类的一些明显区别。

所以，我首先要概括说明托盘海绵类植物性质的主要论据是：

- 1) 托盘海绵类的“骨骼”是以特殊方式排列的，单一基本“组织”单位构成的，这只能用极性生长来解释(经 Gould 和 Katz 证实，1975)。
- 2) 同一标本(有机体)的“组织”单位形状相同，但大小不等，并且与生长极的位置相称。
- 3) 除了在生长极生出新“组织”单位使整个身体生长之外，每个“组织”单位还明显地单独生长。这种生长显然伴随着钙化程度增加，最后停止了生长。
- 4) 这些“组织”单位早期阶段钙化不强，是其保存不佳的原因。因而，大多数标本(但并非所有的标本)现在见不到生长极，只看到一个孔(常被误解，例如当成海绵的小咀)。
- 5) 受生物控制的原始钙化作用仅见于这些“组织”单位的细胞壁。钙化作用常常向体内逐渐减弱，在生长极附近更是如此。
- 6) 托盘海绵类躯体不停地生长，即使是很年老的阶段也不停止，并且其“组织”单位从未达到过固定数目。成年个体生长减缓，但有可能重新加速生长。

* 原题 “Receptaculitids are Calcareous Algae but no Dasyclads”，作者 S. Rietschel。

生长方式的这些主要特征，更象植物类型而不象动物类型。这些特征很符合植物的不停生长方式。在其生长过程中，生物终生长出形状相似但比例不同的新器官。

Nitecki 和 Byrnes 推断托盘海绵类的生活位置颠倒(尖端朝下)，但这种解释至今未得到形态功能研究的证实。在我 1969 年的文章推论时有保留，但经进一步研究证实了我的观点，使我现在完全肯定托盘海绵的植物性质。我还可以提出：

7) 1969 年我发表了一组附图(图 12)，显示托盘海绵类的个体发育阶段，原先是根据推测作出的，而现在则得到了一系列显示不同生长阶段完整标本的证实。

8) 现在有比较完整的标本，原植体的两个极均保存完好。托盘海绵类具有完全封闭的极(上孔)，一般所发现的顶孔乃是由于保存不佳造成的，对此现在不应再有任何怀疑。

9) 根据大量资料，现在可以指出，被认为是托盘海绵类的那些主要特征，从奥陶纪到二叠纪在一定程度上发生了变化。这一情况证实，这些特征确实重要，并使我们能够给整个类群建立系统发育谱系。

当我们将托盘海绵类(狭义)与其它低等植物比较时，根据它们的一些形态特征和栖居于浅水中的主要生活习性，可以把它们归入绿藻。但无论如何，我们应当把它们与绒枝藻类区分开。我再提出三项主要论据：

10) 托盘海绵具有钙化的细胞壁，而绒枝藻类的钙化作用则发生于分叉之间的粘液内。这种生理差别常通过保存状况的不同表现出来。

11) 迄今为止，我们没有得到托盘海绵类肯定的生殖器官。因此我们不能肯定它们的繁殖方式是否与绒枝藻类相似。

12) 托盘海绵类与绒枝藻类有一些重要的形态差别。

所以我假定：托盘海绵类是钙藻，但不是绒枝藻类！

[齐文同 译]

参 考 文 献

- Byrnes, J.G.: Notes on the nature and environmental significance of the Receptaculitaceae. *Lethaia* 1 (4), 368–381 (1968).
Gould, S.J., Katz, M.: Disruption of ideal geometry in the growth of receptaculitids: a natural experiment in theoretical morphology. *Paleobiology* 1 (1), 1–20 (1975).
Nitecki, M.H.: Systematic position of receptaculitids. *Geol. Soc. Amer. Ann. Mtg.* 165–166 (1967).
Nitecki, M.H.: North american cyclocrinid algae. *Fieldiana, Geol.* 21, 182 pp. (1970).
Rauff, H.: Kalkalgen und Receptaculiten. *Sitz.-Ber. Niederrhein. Ges. Natur-Heilkunde* 74–90 (1892).
Rietschel, S.: Die Receptaculiten. *Senckenbergiana lethaea* 50 (5/6), 465–517 (1969).
Rietschel, S.: Rekonstruktionen als Hilfsmittel bei der Untersuchung von Receptaculiten (Receptaculitales, Thallophyta). *Senckenbergiana lethaea* 51 (5/6), 429–447 (1970).

论 Moravamminida 目和 Aoujgaliida 目 (多孔动物门强海绵纲) ——晚古生代的“假藻类”*

[法] H. 泰尔米埃 G. 泰尔米埃 D. 瓦夏德

强海绵纲 (*Ischyrospongia*) 是 Termier 和 Termier (1973) 建立的, 作为海绵的一个纲, 包括一个现代的硬海绵目 (*Sclerospongia*) (Hartman 和 Goreau, 1970) 和两个化石目: 层多孔海绵目 (*Stromatoporoidea*) 及箭袋海绵目 (*Pharetronida*)。这两个化石类群都具有极度钙化的纤维状及多孔状骨骼, 保存了管道状水网系统。骨针稀少, 其中许多骨针呈淡黄色、透明, 化学反应同方解石; 有的没有骨针。

1975 年, 我们在强海绵纲中增加了两个古生代的新微体化石目: *Aoujgaliida* 目和 *Moravamminida* 目。本文的目的就是确定这两个目的分类内容。

1. *Moravamminida* 目 (Termier 等, 1975)

(1) 特征

通常为底栖固着生物, 最早期有时卷曲。成年期呈圆柱状、管状, 直立, 几乎总是分叉。中央腔不分隔, 或具不规则隔板。隔板被中央咽穿孔。管一般是孤立的, 有时呈束状。壁呈淡黄色, 透明, 穿孔, 单晶质或少晶质。穿孔简单、二分叉或三分叉。

(2) 目的组成

科 1: *Kettneramminidae* 科 (Termier 等, 1975)。无隔板状骨骼, 穿孔简单。
属: *Kettnerammina* (Pokorny, 1951; 中泥盆世), *Vasicekia* (Pokorny, 1951; 中泥盆世), *Pseudoissinella* (Mamet 和 Rudloff, 1972; *Saccorhina?* Bykova, 1955, 中泥盆世—早石炭世), *Issinella?* (Reitlinger, 1954; 晚泥盆世—早石炭世)。

科 2: *Moravamminidae* 科 (Pokorny, 1951, emend.)。有隔板, 常呈分枝管状, 穿孔简单、二分叉或三分叉。

亚科 1: *Moravammininae* 亚科 (Pokorny, 1951, emend.)。最早期固着或缠绕一个支持物上。呈不同程度的扩展状。隔板排列不规则。穿孔简单或两分叉。属: *Moravammina* (Pokorny, 1951; *Litaya* Bykova, 1955, 中泥盆世—早石炭世), *Evlania* (Bykova, 1952)。

亚科 2: *Palaeoberesellinae* 亚科 (Mamet 和 Roux, 1974, emend.)。最早期不卷曲, 但有时具有固着环。隔板几乎总是规则的, 由成串的咽板构成。穿孔简单、二分

* 原题 “On Moravamminida and Aoujgaliida (Porifera. Ischyrospongia)—Upper Paleozoic “Pseudo Algae”, 作者 H. Termier, G. Termier 和 D. Vachard。

叉或三分叉。属：*Palaeoberesella* (Mamet 和 Roux, 1974; 早石炭世), *Exvotarisella* (Elliott, 1970; 早石炭石), *Kamaena* (Antropov, 1967; 中泥盆世—中石炭世), *Pseudokamaena* (Mamet, 1972; 中泥盆世—早石炭世), *Parakamaena* (Mamet 和 Roux, 1974; 中泥盆世—早石炭世), *Alanyana?* (Güvenç, 1967; 晚二叠世), *Proninella* (Menner 和 Reitlinger, 1971; 中—晚泥盆世), *Anthracoporellopsis* (Maslov, 1956; 中石炭世)。

亚科 3: *Donezellinae* 亚科 (Termier 等, 1975, 完成)。最早期固着, 局部卷曲, 由此生出许多孤立的或打结的管。隔板规则, 完整。穿孔简单。属：*Kamaenella* (Mamet 和 Roux, 1974; 早石炭世), *Praedonezella* (Koulik, 1973; 早—中石炭世), *Donezella* (Maslov, 1929, 非作者; 中石炭世); *Bevocastria?* (Garwood, 1931; 早—中石炭世)。

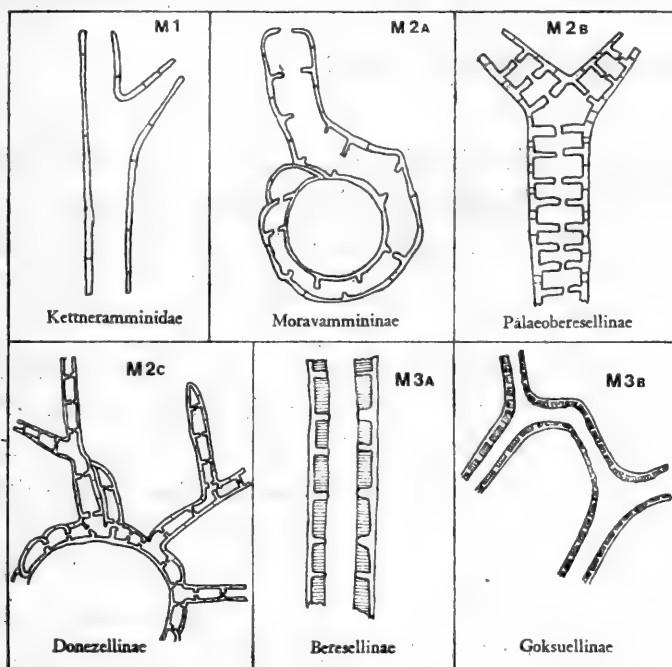


插图 1 Moravamminids 类。(M1—3) 各个科和亚科的示意图, 表示显著的形态特征。(M1) Kettneramminidae 科: 未分隔的管。(M2) Moravamminidae 科: 带隔板的管。(M2a) Moravammininae 亚科。(M2b) Palaeoberesellinae 亚科。(M2c) Donezellinae 亚科。(M3) Beresellinae 科: 清晰的壁 (M3a) Beresellinae 亚科; (M3b) Goksuellinae 亚科。

科 3: *Beresellidae* 科 (Maslov 和 Koulik, 1956, emend.)。孤立或打结的圆柱形管, 内腔无隔板。体壁两层: 外层浅黄色, 等间距形成周期性的等间距的凹人; 内层被简单、两分叉或三分叉的孔横穿, 孔细而密聚。

亚科 1: *Beresellinae* 亚科 (Maslov 和 Koulik, 1956)。孤立且不分枝的管。*Beresella* (Maslov 和 Koulik, 1956; 中—晚石炭世)。*Uraloporella* (Kordé, 1950;

poss. *Samarella*, Maslov 和 Koulik, 1956; 早一中石炭世), *Dvinella* (*Dvinella*, Khvorova, 1949; 中石炭世), *Dvinella* (*Trinodella*; Maslov 和 Koulik, 1956; 中石炭世)。

亚科 2: *Goksuellinae* 亚科(新亚科)。分枝的管。穿孔简单。属: *Goksuella* (Güvenç, 1966; *Donezella* auct. pars)。

(3) 分类位置

Moravamminids 类与有孔虫的区别在于它没有初房, 穿孔的分叉方式以及分叉较多(在透明的有孔虫中几乎见不到)。此类化石与化石藻类的重要区别在于它有横隔与穿过横隔板的轴咽相联结, 轴咽稳定而有规律; 其次是固着方式不同, 并且在普通光线及正交偏光下的体壁样子不同(棘皮动物状消光)。**Moravamminids** 类看来与 **Sphinctozoa** 相近, 与后者的区别为个体较小, 一般分叉和构造简单。**Moravamminids** 类的内腔应解释为内腔, 穿孔应解释为吸入孔, 咽和开口应解释为口。整个身体呈圆锥状。

2. *Aoujgaliida* 目 (Termier 等, 1975)

(1) 特征

直立或匍匐状微生物。形状不规则, 呈椎状、圆柱状、枝状, 或者呈展布状和皮壳状。外表常饰有球形突起物。骨骼由重叠的纹层和(或)放射状的柱组成, 二者联结成为一个规则程度不同的网。外壁呈淡黄色, 透明, 表面颗粒状, 穿孔。孔简单, 圆柱状, 常因重结晶作用而阻塞。

(2) 目的组成

科 1: *Aoujgaliidae* 科 (Termier 等, 1975)。构造要素(纹层, 柱)完全重叠, 成为连续的薄层, 围绕支持物(包覆生长)。其属有: *Aoujgalia* (Termier 和 Termier, 1950; 早一中石炭世), *Stacheoides* (Cummings, 1955; 早一中石炭世), *Epistacheoides* (Petryk 和 Mamet, 1972; 早石炭世), *Pseudokomia?* (Racz, 1964; 中石炭世), *Pseudostacheoides?* (Petryk 和 Mamet, 1972; 早石炭世)。

科 2: *Ptychocladidae* 科 (Elias, 1950, 修订)。相连的薄层排成单列, 局部重叠(定向生长)。其属有: *Ptychocladia* (Ulrich 和 Basseer, 1904; 中一晚石炭世), *Stacheia* [Brady, 1876; 早一中(?)石炭世], *Fourstonella* (Cummings, 1955; 早石炭世一二叠纪?), *Cuneiphycus* (Johnson, 1960; 中一晚石炭世), *Amorfia?* (Racz, 1964; 中石炭世)。

科 3: *Ungdarellidae* 科 (Maslov, 1956, 修订)。一般呈分枝状, 不但有定向伸长, 而且有包覆层(混合生长)。其属有: *Ungdarella* (Maslov in Kordé, 1951; 早石炭世一二叠纪: *Foliophycus*, Johnson, 1960), *Komia* (Kordé, 1951; 早石炭世一二叠纪), *Fasciella?* (Ivanova, 1973; *Shartymophycus*, Koulik, 1973; 早一中石炭世)。

(3) 分类位置

Aoujgaliids 类与附生有孔虫的区别为没有初房及最初的平旋期, 同时横隔及微孔的形式也不同。与 **Rhodophycophyta** 的重大区别在于它呈相当粗的网格状排列及外壁构造特殊。**Aoujgaliids** 类看来很象一些层孔虫(如 **Idiostromatids**), 但它们的个体较小、没有星根特征及内部分隔状的管, 可以区别。

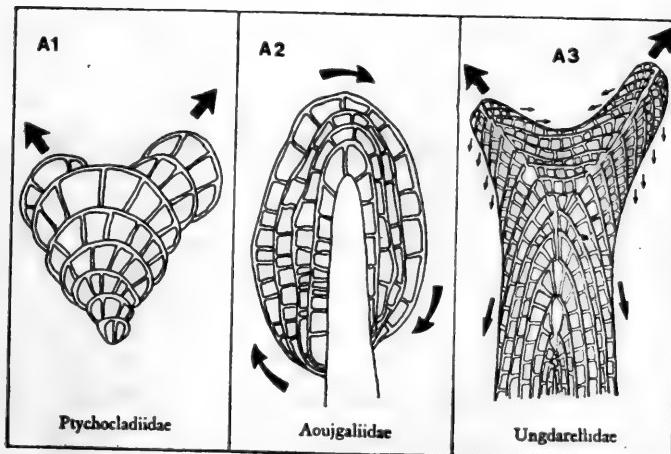


插图2 Aoujaliids类。(A1—3)各个科的示意图,示不同的生长类型。(A1) Pytchocladiidae科:定向生长。(A2) Aoujaliidae科:包覆生长。(A3) Ungdarellidae科:混合生长。

[齐文同译]

参 考 文 献

- Hartman, W.D., Goreau, T.E.: Jamaican coralline sponges: their morphology, ecology and fossil relatives. Symp. Zool. Soc. London 25, 205—243 (1970).
 Termier, H., Termier, G.: Stromatopores, Sclérosponges et Pharétrones: les Ischyrospongia. Ann. Mines et Géol. Tunis, Livre Jubil. Marcel Solignac 26, 285—297 (1973).
 Termier, H., Termier, G., Vachard, D.: Recherches micropaléontologiques dans le Paléozoïque supérieur du Maroc central. Cahiers Micropal., in press (1975).

化石藻类的统计学分析*

〔西德〕 H. 措 恩

1. 引言

化石藻类种一级的分类常常成问题，因为它们的变异性很强。此外，有一些形态简单的类群（如蓝绿藻），据以分类的鉴别特征很少。因而必需把能够得到的一切形态特征资料收集齐全。统计学分析是进行这种工作的一种有效方法，因为：第一，能够定量地得出变异程度，以便发现在时间和空间上的变化；第二，能够精确地描述形态特征（变量）之间的关系，以便区分与生长有关的变异和无关的变异，并且比较不同的样本。

倘若我们考察一下化石藻类的分类学研究，多半会发现一些数据，但统计学方法则很少采用。古生物学家害怕数学吗？本文的宗旨就是通过一些例子来说明，许多分类问题可以用简单的统计学方法来解决。

2. 化石藻类统计分析实例

（1）单变量变化

1) 范围。一个样本中最大项与最小项之间的差称为范围。这种度量容易进行计算，因而广泛用于古生物学研究之中。但是很容易看到，即使只有一个偏离一般数据的值，也会对范围有明显的影响。可以预料，一大样本的范围要比一个小样本大得多。

Homann (1972) 在他研究卡尼克阿尔卑斯的二叠纪藻类工作中，描述了一种丝状藻 *Girvanella*。他不但像大多数作者那样指出了藻丝体直径总的范围，而且指出了每个样本的范围。在一个种内这些范围变化很大，有时则根本不重叠。所以一个种的总范围比一个样本的范围大得多。这究竟只是由于样本的大小不同所引起的，还是因为环境或系统发育的变化所产生的差别呢？在这些样本中是否有两个或更多个范围大的种？如果我们对于资料没有更多了解，则这些问题全都回答不出来。

2) 频率分布。根据数据的频率分布所能得出的信息，远比单纯根据范围得到的资料为多。Wood (1957) 研究了 *Girvinella problematica* Nicholson et Etheridge 标准地点的模式种。他想消除不同作者的不同描述之间的矛盾之处。因此，他测量了大约 600 个标本管的内直径和外直径，并且作出了频率分布，显示了两个明显的最大值。Wood 得出结论，认为在他的这个样本中至少出现了两个种。

如果分布曲线只有一个峰值，并且基本对称，则这条曲线可以用两个统计参量很好地加以描述：算术平均数和标准差。在很多情况下都发现这种钟形分布（正态分布）。

（2）变量之间的关系

* 原题 “Statistical Analysis of Fossil Algae”，作者 H. Zorn.

1) 关系的识别。形态特征之间的对应关系,在多数情况下都是明显的,因为这些特征都受到生长的控制。但是人们不能在一切情况下都以为如此。下面的例子可以说明这一点。

有些作者曾经研究了绒枝藻科的 *Clypeina jurassica* Favre。该种在侏罗系最顶部和白垩系下部的礁后相地层中很普遍。一项重要特征是每一轮的射线数目 (W)。不同作者给出的数据差别很大。有些人引述的 W 值范围很窄 (11—13), 另一些人引述的范围则很大 (11—20)。在前一种情况下, 人们会推测 W 值在生长过程中保持稳定; 而变异范围大则可以解释为在生长过程中射线的数目增加。*Remane* (1969) 测量过大量的个体, 表示在一张分布函数图上(他的图 48), 结果表明当骨骼的直径增大时, 射线的数目也增多。所以 W 值的变化主要是生长的结果。

2) 比例。如果参量与生长有关, 则大多数古生物学家都应用两个参量的比例。然而, 正如 *Zorn* 所指出的, 只有当两个参量之间成线性关系, 并且这条比例线穿过零点时, 这两个参量的比例才与个体大小无关。生长速度曲线一般呈抛物线形(异速生长)。在许多情况下, 尤其是在化石藻类中, 我们不知道最早期的生长阶段, 因此我们可以用一条直线来近似地代表这条生长曲线。但是这条直线不通过零点(见插图 1)。

如果我们交换分母和分子, 则比例的范围和标准差都会受很大影响 (*Zorn*, 1972, 369 页)。

3) 生长曲线及围绕生长曲线的散布。只有绘出了生长曲线之后, 才能进行与生长有关的特征的统计学比较。计算约简的主轴是一个适当的办法, *Imbrie* 曾详细介绍过这个方法 (1956)。他还提出了对于两个约简的主轴进行统计学检验。

笔者于 1974 年采用了他的方法, 区分三叠纪绒枝藻科两个很相似并且变异很大的种, *Diplora annulata* 和 *D. philosophi*。他得出结论: *D. philosophi* 的典型标本属于 *D. annulata*, 并且后来当作 *D. philosophi* var. *exuberans* 和 *D. philosophi* var. *philosophi* 描述的标本不属于一个种(插图 1)。约简的主轴的斜率有显著差别。

与生长无关的变量(形态变异性) 是用度量数据点围绕约简主轴的散布来描述的。

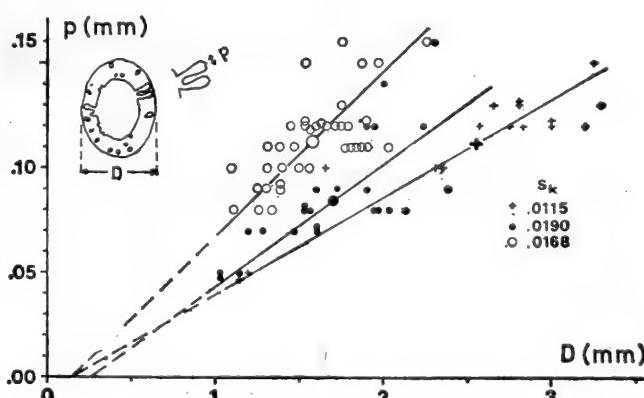


插图 1 *D. philosophi* 的外直径 D 和穿孔直径 p 之间关系的散布图和生长曲线。 s_k : 垂直距离的标准离差。+: *D. philosophi* 的典型标本;
○: *D. philosophi* var. *exuberans*; ●: *D. philosophi* var. *philosophi*

Imbrie (1956) 使用约简主轴测量的对角线距离的标准差，作为衡量形态的变异性参量。Zorn (1975) 提出，垂直距离比对角线距离适当得多。上述几个样本的标准离差值(s_k)示于插图1。

形态变异性的测量，不但对于区别分类的类群是重要的，而且对于生态学和系统发育研究也是很重要的(见3节)。

4) 判别函数。判别函数是区别分类的类群工作中的有力统计工具。利用判别函数，我们就能够在一个程序中研究两个以上的变量，并且把它简化为一个单变量(一元)问题。Davis (1973) 详细研究了这个问题，并给出了一个计算机程序。

这种判别函数方法的一个实例示于插图2。把与插图1相同的样本投影在判别函数线上。除了外径 D 和孔内径 p 之外，还增加了第三个变量(骨骼的内径)。*D. philosophi* 的典型标本(三角)与 *D. philosophi* var. *exuberans* (圆圈)之间有明显的区别。其它的比较则显示判别数据重叠(点属于 *D. philosophi* var. *philosophi*)。距离参数 D^2 (称作马哈拉诺比斯 (Mahalanobis) 距离)，使我们能够检验该距离与零的差别是否显著。插图2中的各个数值均与零有显著差别。

3. 物种的概念和统计分析

古生物学的种多半是根据不同产地、不同时代采集的单个标本建立的。这样采集的样本变异性包括三个组成部分：第一，一个种群内部的变异；第二，空间上的变化(环境的影响，地理隔离)；第三，时间上的变化(系统发育趋向)。

按照这样的方法采集样本和描述样本，就无法对上述三种因素作定性或定量的区分。此外，我们还不能假定，根据这些标本的这些变化就能很好地估计种的真正的变异了。对于分类单位的定义和区分变成有问题的主观行为。

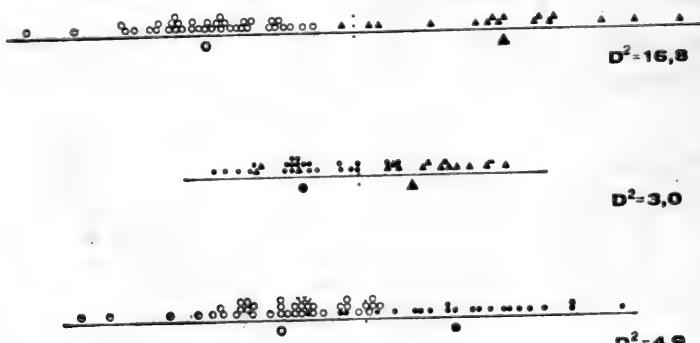


插图2 *D. philosophi* 的三个变量(骨骼的外径和内径，穿孔的直径)的判别分析值(样本同插图1；▲=插图1中的+)

因而统计学家只能从采自同一地点和同一层位的样本(按统计学的含义)着手。化石藻类常常甚为丰富，人们无疑可以采到这样的样本。下一步应当将同一时代但采自不同岩相不同地点的标本进行对比，以便发现生态因素和地理条件对于骨骼的形状和大小的影响。了解了影响变异的生态因素之后，就可以比较不同时代的样本，以便确定系统发育趋向。

这种研究程序当然很费时间，并且不一定总能作到，但应在条件允许时采取这种办法。藻类化石普遍的强烈变异性，不应看作是给分类带来许多困难的缺点，而应看成是发现生物学（形态功能分析）、环境和系统发育趋向的线索的一个机会。

[齐文同 译]

参 考 文 献

- Davis, J.C.: Statistics and data analysis in geology. New York-London-Sydney-Toronto: J. Wiley and Sons, 1973.
- Homann, W.: Unter- und tief-mittelpermische Kalkalgen aus den Rattendorfer Schichten, dem Trogkofel-Kalk und dem Treßdorfer Kalk der Karnischen Alpen (Österreich). *Senckenbergiana lethaea* 53, 135–313 (1972).
- Imbrie, J.: Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 108/2, 216–252 (1956).
- Remâne, J.: Morphological and statistical analysis of *Clypeina jurassica* (Favre) (Dasy-cladaceae) by means of serial sections. *Geol. Română* 8, 85–116 (1969).
- Wood, A.: The type-species of the genus *Girvanella* (calcareous algae). *Palaeontology* 1/1, 22–28 (1957).
- Zorn, H.: Sind morphologische Merkmale von Organismen durch Verhältniszahlen quantitativ zu erfassen? *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 140, 354–377 (1972).
- Zorn, H.: Variationsstatistische Untersuchungen an *Diplopora annulata* (Schafh.) und *D. philosophi* (Pia), Kalkalgen der alpinen Mitteltrias. *Eclogae geol. Helv.* 67/1, 1–30 (1974).
- Zorn, H.: Statistische Maßzahlen für die Variabilität wachstumsabhängiger, morphologischer Merkmale. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 148/1, 1–11 (1975).

某些钙藻的骨骼构造*

〔西德〕 G. 弗拉伊斯

1. 引言

近年来对钙化硬体超微构造的研究，尤其是对于软体动物、腔肠动物、腕足动物和苔藓虫等的研究，发现了生理学、分类学和系统发育等问题的很多新资料。钙藻虽然有很大的古生物学、古生态学和沉积学等方面的意义，但令人惊奇的是，除了颗粒藻之外，在钙藻的超微骨骼构造的形态特征方面，以及碳酸钙的分泌机制方面，迄今只有一些零星报道（如 Baas-Becking, 1931; Pobeguin, 1954; Lowenstam, 1955; Wilbur 等, 1969; Arnott and Pautard, 1970; Bayley and Bisalputra, 1970; Marszalek, 1971）。

这篇报道是根据许多现代和化石钙藻的研究作出的，尤以绿藻和红藻为主。钙化骨骼的表面，打破的、磨光的和酸蚀的断面使用扫描电子显微镜（Cambridge S4）和能量散射 X 光光谱仪（ORTEC）进行了研究。本人非常感谢 H. Riedel 博士和 U. Passauer 博士（维也纳自然历史博物馆植物部）惠允使用藻类标本，并感谢 H. Kollmann 博士（博物馆古生物部）提供了 Pia 采集的大量化石藻类标本。德国科学院由生物矿物研究会发起，支持了此项研究工作。

2. 超微构造

(1) 绿藻门

材料：34 属，大约 70 种（现代的松藻目、绒枝藻目、蕨藻目；化石绒枝藻科和松藻科几乎全部族的代表）。

迄今为止所研究过的各个钙化种，其针状霰石晶体的形态（Pobeguin, 1954）都很相似。在空间上与海水不直接接触地分泌霰石的那些种，以及那些具有硬壳状表面的种，两者之间并无重大差别。

Halimeda 属（图版 I, 图 1）是一个有名的较熟悉的例子。正如 Wilbur 等所指出的（1969），矿化作用开始于胞囊和髓丝体的表面。这些作者未能发现有机基质对钙化作用影响的任何迹象。

在典型情况下（图版 I, 图 1），绿藻的钙化作用可以分为三个阶段（参见 Wilbur 等, 1969）：第一阶段，藻丝壁由于钙质浸染而产生颗粒很细的霰石，然后形成小的（小于 1 微米）具有良好晶面的粒状晶体；第二阶段，长的霰石针状晶体垂直于藻丝体表面生长；第三阶段，不规则排列的霰石晶针充填其余空间。

有时缺少第二个阶段。在这种情况下，第一层针状霰石晶体则沿藻丝体壁的切线方向排列。

* 原题 “Skeletal Structures of Some Calcifying Algae”，作者 G. Flajs。

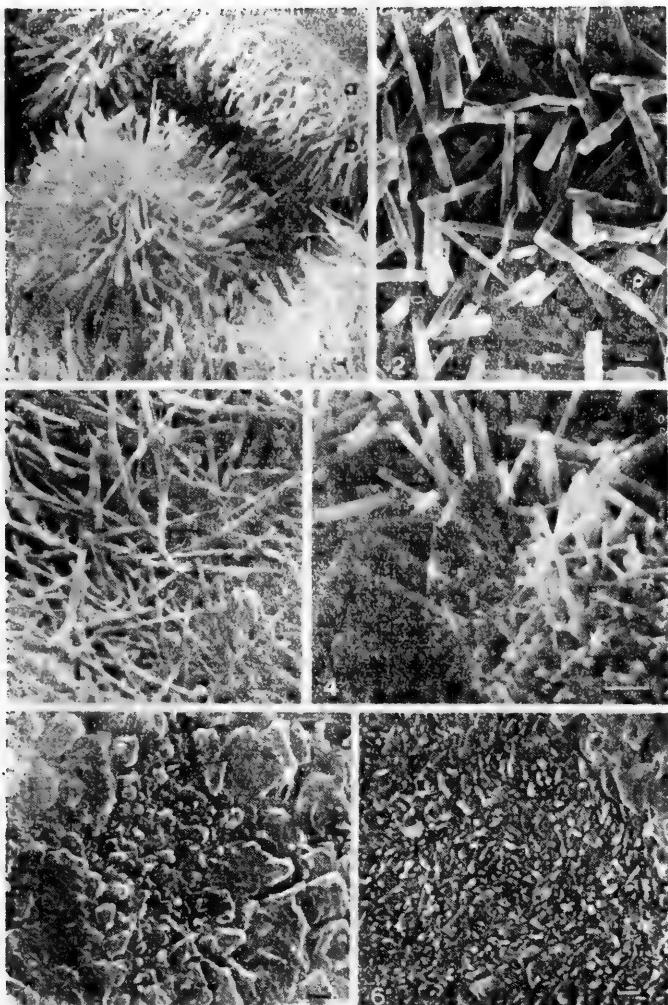


图 版 I

各图均为扫描电子显微镜照片。除图版 2 图 1 和 5 的比例尺为 10 微米外，其余各图的比例尺均为 1 微米。

图 1—4. 绿藻门(打断面)。

图 1. *Halimeda tuna* Lam. (巴哈马群岛); 钙化作用的三个阶段 (1, 2, 3; 见 2(1)节)
清晰可见; $\times 2100$ 。

图 2. *Neomeris arenularia* Mun.-Ch. (始新世, 法国法叶尔); 绒枝藻科化石的典型霰石
晶针; $\times 3300$ 。

图 3. *Cymopolia mexicana* AG. (墨西哥布兰科岬); 长霰石晶针; $\times 6900$ 。

图 4. *Neomeris scrobiculata* Gümbel (始新世, 法国); 第 3 阶段 (见 2(1)节); 纯霰石
保存, 未受成岩作用; $\times 3300$ 。

图 5. 红藻门 *Lithothamnium* sp. (晚第三纪, 维也纳盆地) 原生构造受到强烈交代(与
图版 II, 图 2—4 比较); 箭头示骨骼; $\times 4150$ 。

图 6. *Tubiphytes* sp. (晚石炭世, 奥地利卡尼克阿尔卑斯); 可能为霰石晶针构造残余;
 $\times 3900$ 。

除了 *Penicillus* 属 (Marszalek, 1971) 之外, 霽石晶针的分布和排列显不出有什么分类意义。在某些特殊情况下, 各个种的晶针长度和形状(第三阶段)可以存在一定的差别。Wilbur 等报道了在实验室培养的 *Halimeda monile* 和 *H. incrassata* 之间在晶体的大小和形状有重大区别; Marszalek 报道的 *Penicillus capitatus* 和 *P. du-mentosus* 也是这样的情况。在我的材料中, *Cymopolia mexicana* (采自三个地点) 均呈长针状晶体(图版 I, 图 3), 与其它的现代和化石的 *Cymopolia* 各种均不同。另一方面, 即使在同一个原植体中, 也可以看到晶针长度变化很大的情况(图版 I, 图 4)。此外, 生态因素(尤其是光线强度、温度、盐度等)对晶针形态的影响是众所周知的。统计学研究也许能够揭示晶体形态与生态条件和分类位置之间的关系。

上述的钙化作用类型广见于霰石质的绿藻门, 也见于钙化的褐藻门。这是钙化作用的一种简单情况, 而不是地地道道的骨骼形成作用。第一个阶段可能是个例外, 它导致藻丝体变硬。

在化石种类当中, 绒枝藻科和松藻科保存程度不一的原始构造, 表现了可以比较的超微骨骼构造(图版 I, 图 2, 4, 6)。霰石晶针构造, 对于确定分类位置不明的化石, 其作用很有限, 因为, 譬如大多数蠕虫和某些海绵也有很类似的构造。

(2) 红藻门

材料: 15 个属约 30 个种。为了进行生态分析, 研究了气候很不相同的地区(红海、地中海、北海、北极海)珊瑚藻科的一些普通属。

红藻与绿藻相反, 细胞壁本身已钙化。据 Bayley 和 Bisalputra 报道(对若干珊瑚藻科而言), 接近表面的细胞层未钙化。钙化作用发生于较深层, 并且与细胞的退化现象及许多囊泡的形成有关。细胞壁可以分层。“每个细胞均被一层无定形物质包围……在极部, 这种无定形物质在两个细胞之间几乎呈一个连续的层, 钙化作用就发生于这层无定形物质之内”(Bayley 和 Bisalputra, 1970, 89 页; 亦见 Arnott 和 Pautard, 1970, 图 9 和 43)。

1) 分泌霰石的红藻(鳞叶藻科)。因为迄今只研究过一个属 (*Peyssonnelia*) 的三个种, 所以这些初步成果尚待进一步研究来证实。在腐蚀的切面中, 单个细胞的多角形轮廓由厚的有机质层显示出来(图版 II, 图 5)。每个细胞均被本身的细胞膜包覆, 在相邻细胞的角上可以见到这层膜。在这些膜之间见不到钙化作用(图版 II, 图 6)。霰石沉积成厚度不同的同心层, 有时呈片状, 但大多数情况下呈单个针状晶体作放射状排列。

(2) 分泌方解石的红藻(珊瑚藻科)。所有研究过的标本中都可以看到三个钙化阶段: (a) 形成“原始层”, (b) 形成“次级层”, (c) 在残余细胞腔内最后分泌无机方解石。

a) 原始层的构造很特征(图版 II, 图 1—4)。原始层由许多很小的晶体构成, 主要在纵向细胞壁内, 其长轴平行于细胞壁排列(垂直于表面)。单个晶体的大小很稳定(长度小于 1 微米, 宽 0.15 微米)。水平细胞壁也钙化, 但其晶体的形态无法辨认。

原始层因为太薄, 在打断的面上见不到。在微弱钙化的上细胞层中, 原始层看来是首先被钙化的构造。它可能是中部薄片区钙化的结果(Pobeguin, 1954)。与 Baas-Becking 和 Galliher (1930) 的说法相反, 单个晶体呈平行于细胞壁定向排列。

原始层是迄今所有研究过的方解石质红藻门的特征, 采自不同气候区的标本均如此。排列有次序、单个晶体的大小一致、且构造与生态环境无关(尤其是温度), 表示原始层乃

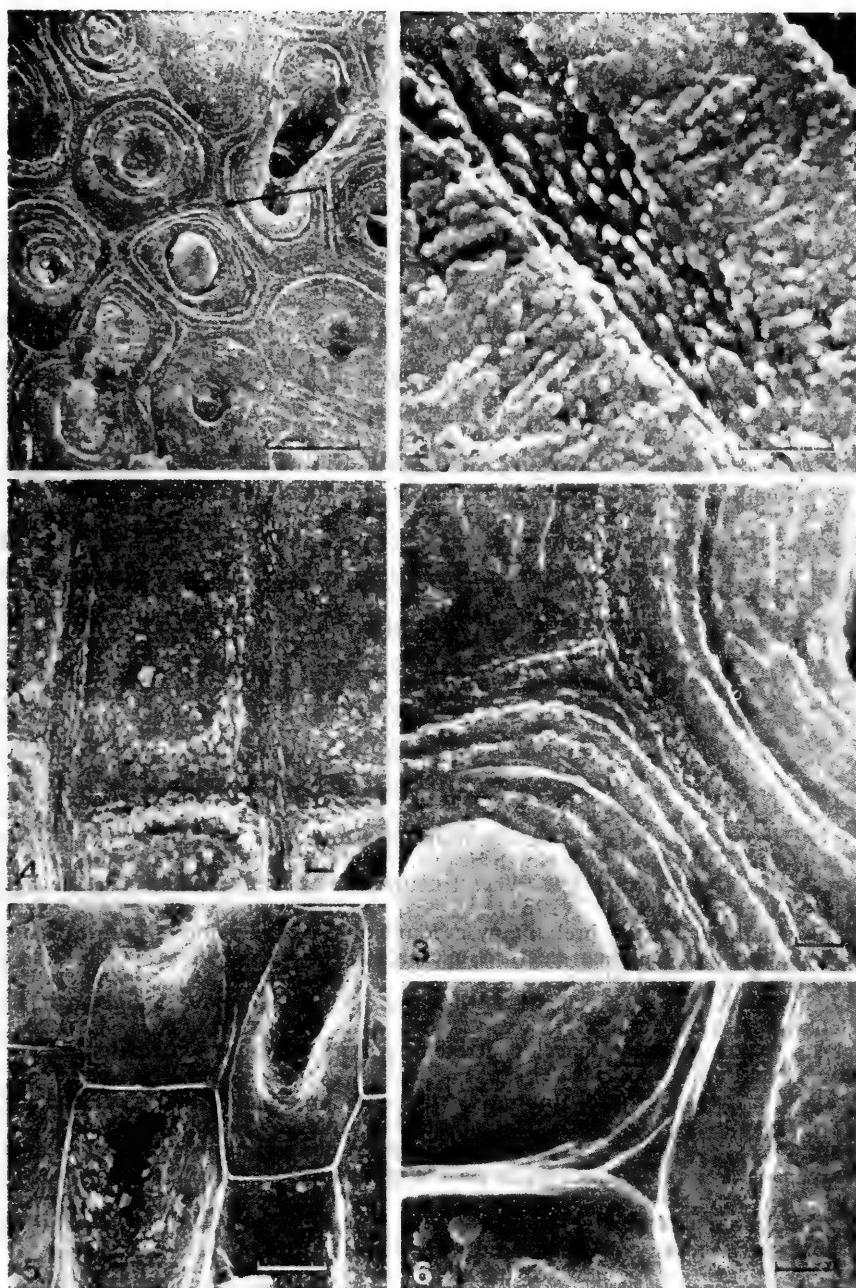


图 版 II

图 1—6. 红藻门。

图 1. *Lithophyllum* sp. (红海苏丹港); 腐蚀横切面; 示原始层(箭头)标志多角形的细胞轮廓, 及同心状的次级层; $\times 1350$ 。

图 2. *Lithophyllum incrustans* Philip. (地中海, 法国巴纽尔斯); 腐蚀纵切片细节; 原始层的单个晶体清晰可见。次级层的晶体排列垂直于中部的原始层; $\times 13600$ 。

图 3. *Lithophyllum* sp. (红海苏丹港); 水平腐蚀切面; 原始层单个晶体的顶视; 次级层的纹层构造; $\times 6700$ 。

图 4. *Lithophyllum* sp. (挪威特罗姆塞); 纵向腐蚀切面; 纵向细胞壁中的原始层清晰可见; $\times 3900$ 。

图 5. *Peyssonnelia polymorpha* Schm. (法国巴纽尔斯); 腐蚀切面中的厚有机层和纹层状霰石层; $\times 1000$ 。

图 6. 为图 5 的细节; 示相邻细胞的有机层; $\times 7900$ 。

是由狭义的生物矿化作用产生的；分泌形态固定、排列规则的晶体，可能是受有机基质控制的。这乃是迄今所知的藻类中最复杂的碳酸钙分泌作用方式。

在同一复体内及同一气候区内，原始层的镁含量看来是稳定的（根据X射线光谱衍射峰值计算；不能给出绝对数值）。Chave（1954）所报道的镁含量的重要季节变化，与原始层无关，而限于次级层（如下所述）。

霰石质的鳞叶藻科与方解石质的珊瑚藻科之间的本质区别在于，后一类群通过中部薄片区的钙化作用形成原始层。

b) 次级层可以与鳞叶藻科中的霰石沉积相比较；形成附加的方解石同心层（图版II，图1—3）。单个晶体的大小与原始层的相近，在大多数情况下垂直于原始层排列（图版II，图2）。只有少数标本的次级层才显示同心纹层状特征，尤其是 *Goniolithon* 属，当然还有其它属也是这样。可是因为晶体极小，无法辨认单个晶体是沿辐射方向还是沿切线方向排列（图版II，图3）。

在化石红藻门中，因为晶体十分细小，成岩变化可能十分迅速。即使是第四纪晚期的种，原生构造也极少保存（图版I，图6）。然而某些保存完好的晚三叠世和侏罗纪管孔藻类所显示的残余构造，与珊瑚藻科的原生构造很相似。以后的文章中，不但要详细描述藻类的超微构造，而且要讨论研究藻类超微构造系统发育方面的问题。

[齐文同译]

参 考 文 献

- Arnott, H.J., Pautard, F.G.E.: Calcification in plants. In: Biological Calcification Schraer, H. (ed.). Amsterdam: North Holland Publ. Co., 1970, pp. 373—446.
Baas-Becking, L.G.M., Galliher, E.W.: Wall structure and mineralisation in coralline algae J. Phys. Chem. 35, 164—177 (1931).
Bayley, A., Bisalputra, T.: A preliminary account of the application of thin-sectioning, freeze-etching and scanning electron microscopy to the study of coralline algae. Phycologia 9, 83—101 (1970).
Chave, K.E.: Aspects of the biochemistry of magnesium. I. Calcareous marine organisms. J. Geol. 62, 266—283 (1954).
Lowenstam, H.A.: Aragonite needles secreted by algae and some sedimentary implications. J. Sed. Petr. 25, 270—272 (1955).
Marszalek, D.S.: Skeletal ultrastructure of sediment producing green algae. Scanning Electron Microscopy. Johari, O., Corvin, I. (eds.). Chicago: 1971, pp. 273—280.
Pobeguin, T.: Contribution à l'étude des carbonates des calcium. Préparation du calcaire par les végétaux. Comparaison avec le monde animal. Ann. Sci. Nat., Bot. 15, 29—109 (1954).
Wilbur, K.M., Colinvaux, L.H., Watabe, N.: Electron microscope study of calcification in the alga *Halimeda* (order Siphonales). Phycologia 8, 27—35 (1969).

大西洋大陆边缘沉积作用中钙藻的作用*

[美] J. D. 米利曼

1. 引言

目前,已经写了许多关于世界各大洋中现代底栖钙藻生境方面的著述(例如, Johnson, 1961; Ginsburg et al., 1972; Adey 和 MacIntyre, 1973)。然而,有关大陆边缘沉积作用中这些藻类所起作用的资料一般还只在局部地区进行过研究,其中有些成果在其他文章中已做了概括(Milliman, 1974)。由于一般认为很多化石藻类是在陆架环境(20—200米)中生活的(例如,见本书中 Flügel 和 Conrad 等人的论文),因此,应该将钙藻及其沉积物和现代大陆边缘联系起来重新加以考虑。本文的资料基本上来自大西洋周围三个辽阔的区域(插图1):美国东部(Milliman, 1972; Milliman et al., 1972),巴西(Milliman 和 Summerhayes, 1975; Vicalvi 和 Milliman, 1976),和非洲西部(Summerhayes et al., 1976; Milliman, 未刊资料);为了从这些观察结果得出整个大洋的综合性结论,还用了其它一些辅助资料。

2. 钙藻的类型

有两类底栖钙藻主要分布在大陆边缘沉积物中:珊瑚藻(红藻)和松藻科的仙掌藻(绿藻)。仙掌藻通常呈不连续的藻片,产于未固结的沉积物中。它在珊瑚礁沉积(例如,在佛

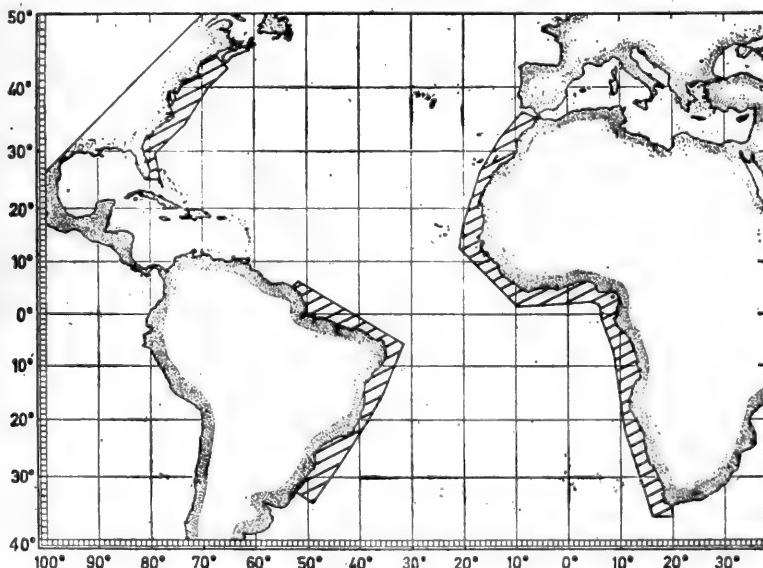


插图1 大西洋(画斜线部分表示本文大量讨论所依据的三个研究地区)

* 原题“Role of Calcareous Algae in Atlantic Continental Margin Sedimentation”,作者 J. D. Milliman.

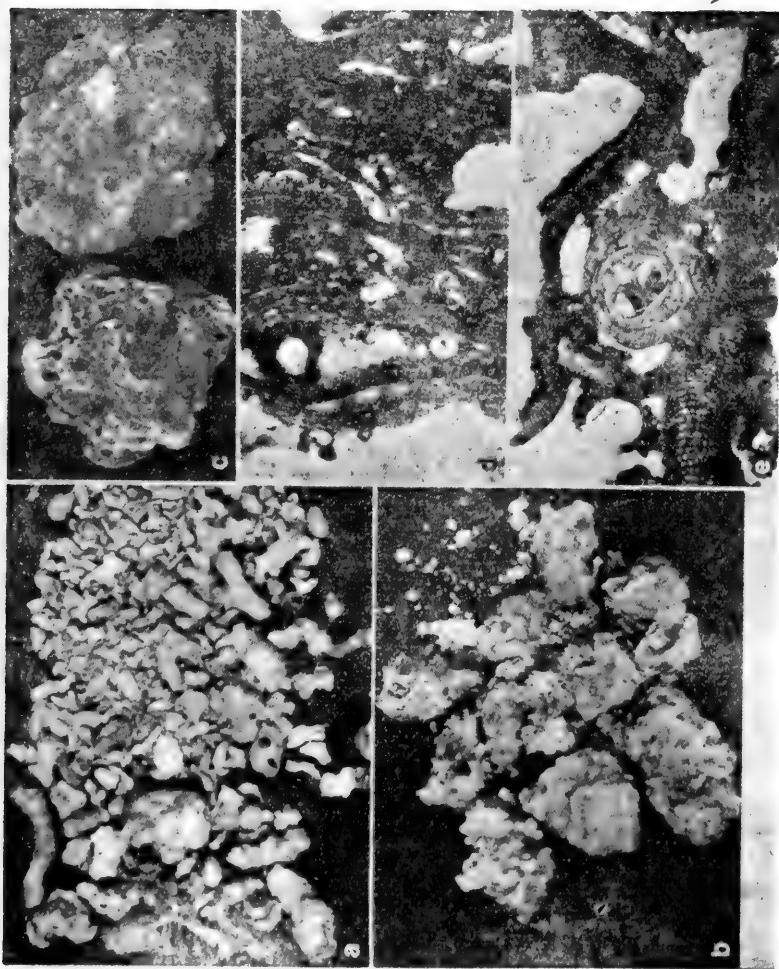


插图 2 大西洋中的珊瑚藻类型。
 a) 团粒，含有一定数量的苔藓虫和软体动物的碎片；
 b) 珊瑚藻沉积物，具有有壳的和结核的两种形式；c)
 藻结核(红藻石)，左边的一个已切开以显示其同心构造；
 d) 及 e) 是摩洛哥大陆架藻壳的显微照相；d) 表示藻
 壳的纹层构造；e) 显示藻纹层中混入的其它碎屑，在
 这里是透明的有孔虫。a)—c) 放大 0.6 倍，d) 放大
 12 倍，e) 放大 50 倍。

插图 3 美国东部沿岸的碳酸盐组合
 注意，含有珊瑚藻的组合(藻带-珊瑚藻及珊瑚礁)仅产于哈
 特勒斯角(北纬 35°)以南。(据 Milliman et al., 1972)



罗里达的残余珊瑚礁沉积中,含量占10—34%; Milliman, 1972) 和陆架砂(见下)中均有所发现。

在大西洋中有三种常见的珊瑚藻沉积物,它们是由不同的生长方式构成的:

(1) “藻团粒 (maerl)” 是一种砂或砾状的颗粒,这种颗粒中一半以上的沉积物是一些游离的珊瑚藻分枝 (Jacquotte, 1962); 许多团粒含75%以上的分枝(插图2a)。这种沉积物不仅在地中海广泛分布 (Blanc, 1972), 在大西洋东部和西部也有类似的沉积物产出(见下)。从分类上对这些团粒进行研究的结果表明,其中所含的主要种是 *Lithothamnium solutum*、*L. coralloides* 和 *Phymatolithon calcareum* (Jacquotte, 1962; Adey 和 MacIntyre, 1973)。这些藻砂可能来自生物礁,但这种礁在我们的样品中还从未发现过,这很可能是由于礁体与分布广泛的藻砂相比只占有很小的面积的缘故(见本书中 Bosence 的文章)。

(2) 有壳珊瑚藻以礁灰岩(例如珊瑚礁或藻礁岩)及未固结沉积物(通常杂以珊瑚、藤壶及苔藓虫)中的主要组分产出。这种沉积物类型与 Peres 和 Picard (1964) 所说的“群落珊瑚藻成因的 (biocenoses coralligenes)” 沉积物差不多。有壳藻类沉积物的粒度可以从巨砾(礁岩)直至很细的颗粒(插图2b),但是,几乎在所有的实例中,附近都存在有壳生物能够附着的硬底,这是毫无疑问的。

(3) 红藻石 (Rhodoliths) 包括大大小小的藻类结核(在这些结核中,藻类碳酸盐是围绕着一个一个的中心生长起来的) (Bosellini 和 Ginsburg, 1971; Adey 和 MacIntyre, 1973) (插图2c) 及压实的分枝状藻类群体,这种群体能为藻团粒提供分枝的碎片(见本书中 Bosence 的文章)。其直径可以从毫米级到厘米级。其结构和形状取决于能量条件、水深以及所含藻类的种 (Bosellini 和 Ginsburg, 1971; Adey 和 MacIntyre, 1973)。例如,红藻结核和具有同心壳的蓝藻钙质藻核 (oncolite) 很相似,这种同心壳大概只有在湍流环境中才能形成,因为只有这种环境才能不断出现结壳作用所需要的新表面。

3. 分布

大西洋西部 从北极到热带的各种气候条件下,人们已经观察到珊瑚藻包在整个岩石外面的现象(见 Adey, 1966)。然而,作为陆架沉积物中的主要成分,其分布就局限得多:从北卡罗来纳的哈特勒斯角(北纬35°)到巴西南部(南纬23°)一带,钙藻是重要成分。这是大西洋西部包括热带亚热带海洋环境的一个区域 (Vicalvi 和 Milliman, 1976)。比仙掌藻更具世界性的珊瑚藻在全区均有分布,而仙掌藻则严格局限于热带(北纬27°—南纬20°)。然而,几乎在所有的实例中,钙藻沉积物都只见于陆源沉积物注入量很小的地区,即陆架中部尤其是陆架外侧(见下)。

在美国东南沿海,珊瑚藻通常占珊瑚礁相中现代及残余碳酸盐的15—35%(另外有10—35%是仙掌藻),而在藤壶-珊瑚藻相中则占10—45%(插图3; Milliman, 1972)。已经注意到,在墨西哥湾和加勒比海的陆架上也有富含有壳珊瑚藻的类似沉积物 (Gould 和 Stewart, 1955; Nota, 1958; Logan et al., 1969; Kornicker 和 Bryan, 1969)。虽然红藻石和团粒在本区内也有局部分布,但是它们看来并不产在分布广泛的结壳藻类的组合中。

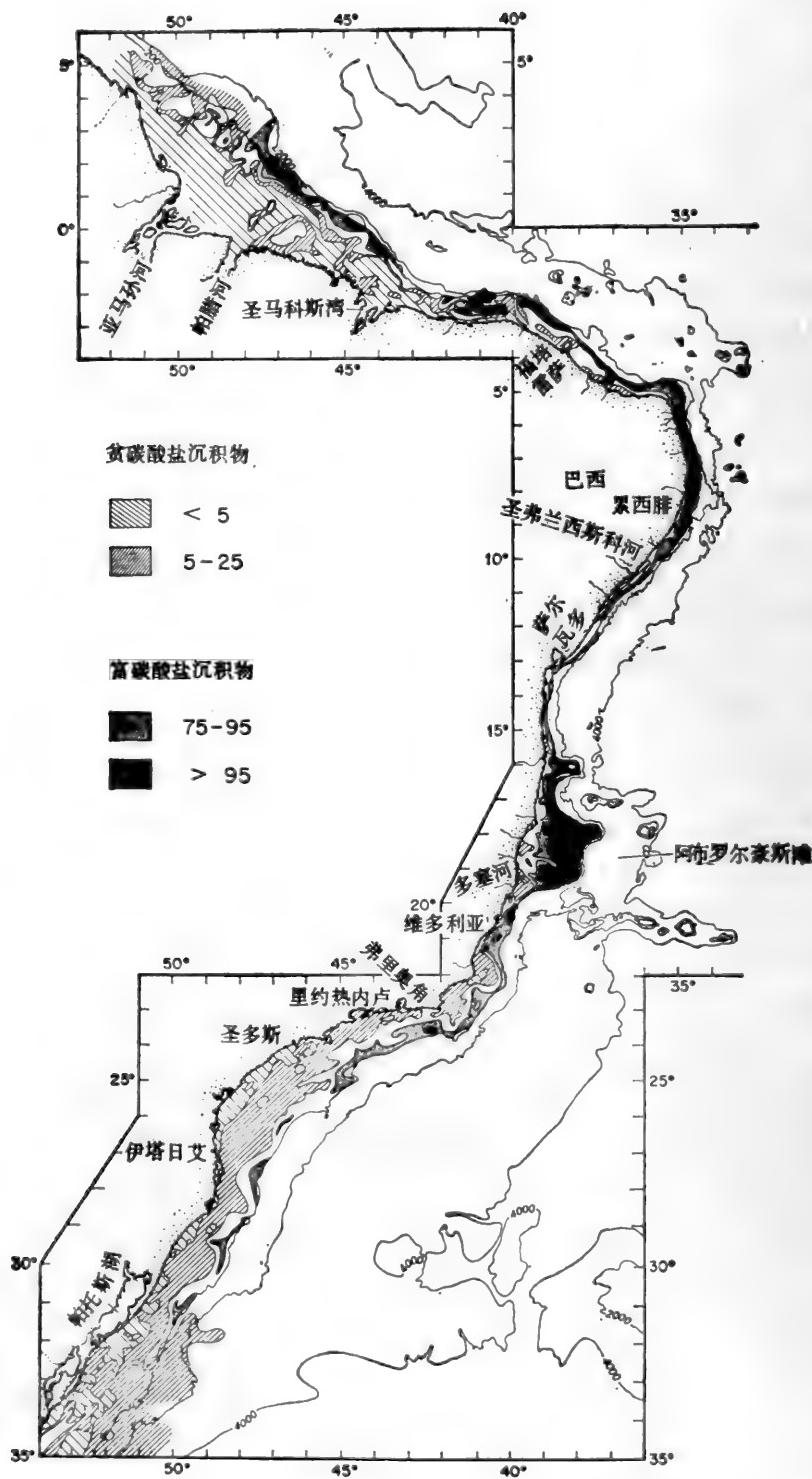
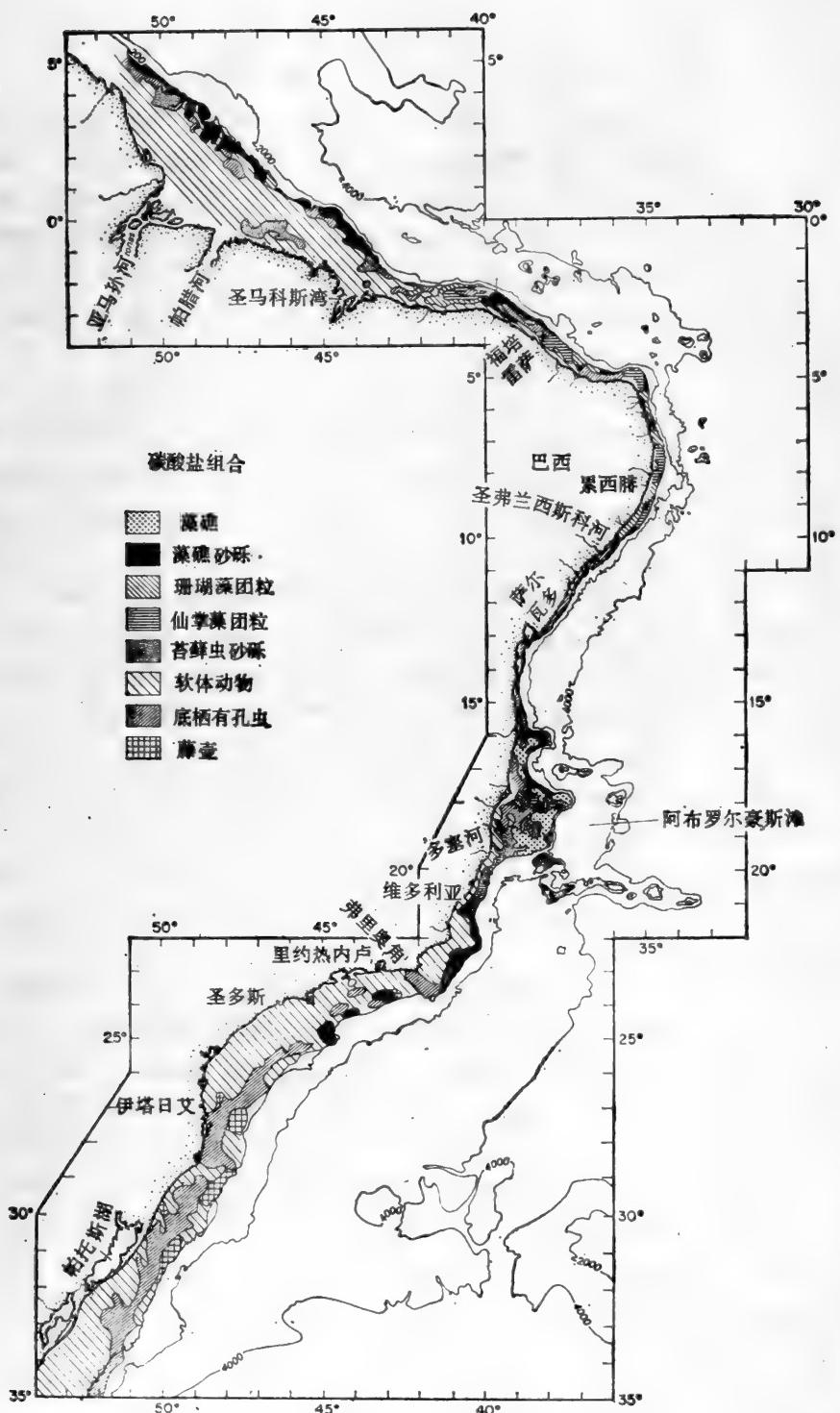


插图 4 巴西沿岸陆架沉积物

注意巴西东北和东南沿岸大多数地区富碳酸盐沉积物的广阔范围，其中钙藻占主要地位。此外，珊瑚礁在弗



中碳酸盐的含量和组成

里奥角 (Cabo Frio) 以南明显减少,而在亚热带(约南纬 25°)以南则完全绝迹 (据 Milliman, 1975)。

巴西沿岸的情况有些不同，在巴西东北和东南大陆架的大部分地区钙藻是沉积物中的主要成分。珊瑚藻团粒遍布中部陆架的大部地区，而外陆架则是藻礁沉积物占优势（插图 4）（Mabesoone 和 Coutinho, 1970; Kempf, 1972; Summerhayes et al., 1975; Melo et al., 1975; Vicalvi 和 Milliman, 1975）。团粒中平均含珊瑚藻约 60%（按体积），而其中藻灰岩则很少或甚至没有。相反，有壳珊瑚藻沉积物中约含 75% 珊瑚藻，其中约有 30% 是藻灰岩（Milliman, 1975）。在上述两类沉积物中，碳酸盐含量通常都超过沉积物的 75% 甚至 95%（插图 4）。仙掌藻砂由于在结构上及环境上和珊瑚藻团粒十分相似而有时也叫做“团粒”，这种砂仅分布在巴西东北陆架的中部，其中约含仙掌藻 60%（按体积），此外还有 20% 的珊瑚藻。甚至以苔藓虫为主的沉积物中（插图 4）也含有 25% 以上的钙藻（Milliman, 1975）。

笔者所知，在巴西东北和东南沿岸富含藻类的沉积物分布之广，在现代海洋中是无与伦比的，从圣马科斯湾到圣多斯海岸线绵延 3000 公里以上，跨越了 25 度的纬度范围。该区的中部陆架到外陆架的沉积物中平均含有 40% 以上的钙藻，在许多地方还明显地超过了 60%。这主要由于下列三个基本因素的作用所造成。第一、陆架的海水较浅（通常不超过 60 米），而且是温暖的。第二，巴西东北和东南部海岸和内地主要受半干旱气候控制。此外，还由于巴西目前水系格局的原因，即大部分内陆径流是经由亚马孙河和巴拉那河排出的，而这两者之间的海岸，只有圣弗兰西斯科河稍为重要一点。因此，巴西东北和东南沿岸流入海洋的沉积物是很少的，多数地区的海底是硬底（表栖动物和表生植物可以附着在上面生长）；碳酸盐含量也相应地增高。第三，在巴西沿岸，造礁珊瑚的大部分主要种类显著地减少（这是因为这些珊瑚要穿过奥里诺科河和亚马孙河造成的混浊海水和强烈向北流动的圭亚那海流向南迁移是不可能的）。因此，在这个区域就没有什么珊瑚礁。没有产生碳酸盐的表栖动物与之进行空间竞争（见 Adey 和 MacIntyre, 1973, 894 页）、有温暖的浅海水、陆源物质流入量很少以及硬底很多，这种种因素使得钙藻在形成碳酸盐中起了主要作用。而只有局部地区的沉积物中富含表栖动物（插图 4），甚至苔藓虫沉积中也含有数量可观的藻类（见上）。

在大西洋西岸，特别有意思的另外一点是：沿着美国南部、加勒比海和南美东北部的外陆架和大陆斜坡上部存在着有壳藻类沉积和藻灰岩的优势。这一特征在美国南部沿岸已经受到了特别的注意（例如，Stetson, 1953; Pasker 和 Curray, 1956; Ludwick and Walton, 1957; Menzies et al., 1966; MacIntyre 和 Milliman, 1970），而且毫无疑问这也是对这一地区进行更认真探索的一个原因。这种构造并不一定是经常高于邻近海底的“礁”，也不一定具有下列结构——通常是珊瑚藻包在水下的珊瑚礁、鲕粒沙丘甚至是第三系露头上（MacIntyre 和 Milliman, 1970）。而且，这种特征在地理上也是不连续的（在有大量陆源物质注入的地区，例如河口，就会缺失），甚至在局部地区也是不连续的（礁和沉积物常常形成一些互不连续的斑块，而不是连续的隆脊）。但是，这种藻类组合却代表了大西洋西部热带和亚热带地区外大陆架上的一种主要沉积相。

在亚热带地区的海水中，陆架边缘沉积物主要由珊瑚藻和藤壶所组成，然而，在热带地区的海水中，藤壶却由珊瑚和苔藓虫所取代（Milliman, 1972; MacIntyre 和 Milliman, 1970; Vicalvi 和 Milliman, 1976）。岩相学和放射性碳的资料表明，这些“礁”在低海水位时相当繁茂，虽然这未必意味着它们都是在潮间条件下形成的（见下），也不是

所有生物都是从前低海水位时期的残余。那些包在残留珊瑚藻外面的藤壶和苔藓虫大多数可能是现代的。

下列事实是一个很有意思和值得思考的问题：沿着现在被藻类相沉积物覆盖的几乎相同的地区地震剖面表明，在外大陆架和大陆斜坡上部有掩埋很深的隆起，Uchupi (Emery 和 Uchupi, 1972) 将它解释为生物礁。大西洋西部大陆架位于这些被掩埋礁后面的多数地区看来还在进行加积 (Emery, 1968)，这些礁在成分和生长方式上和第四纪晚期的珊瑚藻相是否相似还有待于将来大陆边缘钻探的结果。

大西洋东部 虽然从大西洋东部(特别是西非)取得的资料通常更限于局部地区(只占大西洋沿岸众多国家中的一小部分)，因而也没有综合起来，但我们仍能断定，钙藻作为沉积物来源的作用比大西洋西部要小得多。在南非(阿扎尼亚)南部 (Seisser, 1972)、象牙海岸 (Martin, 1973) 和塞内加尔 (McMaster et al., 1971) 沿岸，珊瑚藻形成了重要的相，但这些沉积只分布于局部地区而且面积比较小。这种局限性来自下列因素，如：通常温度较低(虽然我们下面将要谈到，这个因素的重要性可能不如其它因素)；现代河流沉积物的注入(例如在尼日利亚和象牙海岸沿岸)；有上涌水流非常深的陆架和由此造成的低含氧量(西南非洲)；以及在许多地区缺少珊瑚藻得以附着的硬底。作为上述最后一个因素的例子，西撒哈拉沿岸的陆架沉积物是富含碳酸盐的(含 CaCO_3 通常多于 90%)，但由于缺乏硬底而在很大程度上妨碍了有壳生物的集群生长 (Summerhayes et al., 1976) 因此，那里的沉积物主要是一种软体动物介壳的杂乱堆积。

在西欧沿岸的许多浅水区，珊瑚藻很茂盛(例如布列塔尼、挪威和爱尔兰；Foslie, 1894; Boillot, 1964; Keary, 1967; Adey 和 MacIntyre, 1973; Bosence, 见本书)，但在水深超过 20 米的地方，珊瑚藻通常不是沉积物的重要成分。因此，藻类成为陆架碳酸盐来源的主要地区只有西北非(摩洛哥)沿岸和地中海。在摩洛哥沿岸，珊瑚藻沉积物有两种类型，在离海岸线较近的水中(通常离岸不超过 5 公里，水深不超过 30 米)，明显的藻壳层(厚达几厘米)生长在裸露岩石的露头上(插图 2d, e)。种种迹象表明，这些藻壳是现代的；富藻沉积物的第二种类型是 *Miniacina miniacea* 相，其中有分枝的及有壳的两种(插图 5)。在 *Miniacina* 相中，珊瑚藻在水深浅于 95 米处特别发育，这些藻类物质很可能大多数都是残留物 (Milliman, 1976)。

在西北非沿岸的许多岛屿和海山上也有珊瑚藻沉积物，主要是有壳珊瑚藻和红藻石组合 (McMaster 和 Conover, 1966; Muller, 1969; von Rad, 1974)。在整个地中海的陆架和海滩上，珊瑚藻都构成沉积物中的主要组分 (Blanc, 1968; Caulet, 1972; Milliman et al., 1972)。地中海的三种珊瑚藻相 (Blanc, 1972) 和大西洋西部所看到的近于一致，即结核(红藻石)、藻团粒和珊瑚藻成因的(结壳作用)。结核的产出深度(80—90 米)通常深于另外两个相(藻团粒主要限于 10—40 米深处)。然而，残余组合则产在深于 150 米的地方 (Caulet, 1972; Milliman et al., 1972)。

4. 环境研究

水温与气候 虽然红藻和绿藻都为大西洋大陆边缘的沉积物提供了数量可观的碳酸钙，但无论从分类上或从气候上看，绿藻的局限性都要大得多。看来在沉积物中较重要的绿藻只有松藻科的仙掌藻。在大西洋西部，它产于赤道区(南佛罗里达至巴西)的许多

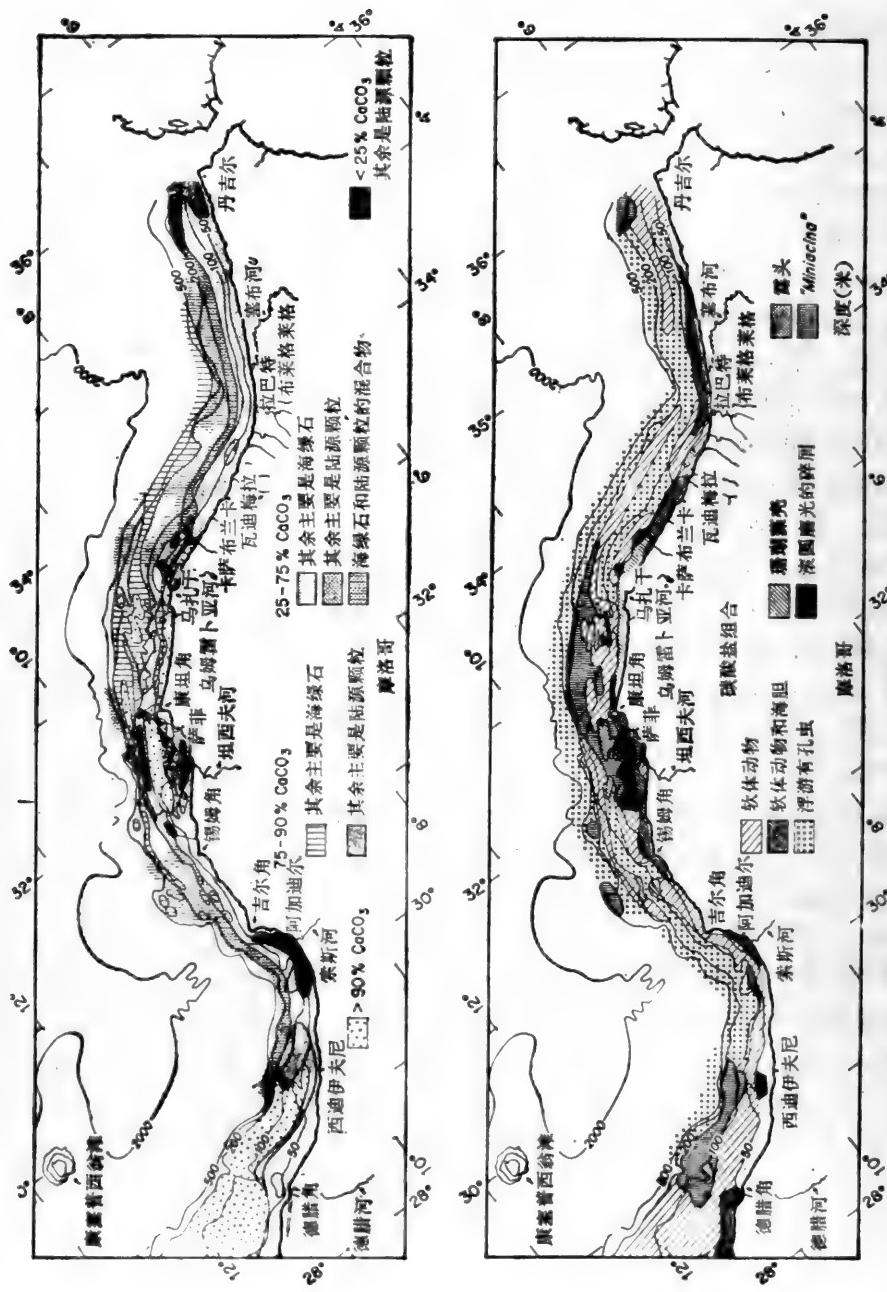


插图5 墨洛哥沿海大陆边缘上部沉积物由磷酸钙和磷酸盐组合的分带

注意：虽然碳酸盐含量很高，但珊瑚礁的丰度与巴西相比有明显的减少，在某种程度上可能反映了海水较深、较冷以及缺少砾底的缘故（特别是在摩洛哥南部及西撒哈拉沿岸（见 Summerhayes et al., 1976）。

陆架沉积物中(虽然通常是在较浅的水域)。在较冷的大西洋东部,仙掌藻碎片并不构成一种沉积成分;虽然在地中海中有 *Halimeda tuna*,但它显然并不在沉积物中出现。

几乎在任何海洋气候条件下,珊瑚藻都具有繁茂生长的能力。在许多高纬度地区,珊瑚藻包在岩石和卵石的外面,在局部地区甚至能形成珊瑚藻沉积(例如布列塔尼和挪威)。然而,它们在高纬度地区的陆架上并不具有形成广泛分布的碳酸盐沉积的能力,这种情况显然主要发生在热带及亚热带气候条件下。在大西洋西部,珊瑚藻相分布于哈特勒斯角到巴西南部之间,而在大西洋东部,类似的相则主要局限于北非及地中海。然而,大西洋东部这种局限性分布看来主要不是由于温度而是由于其它环境因素所造成的(见上)。

影响钙藻积聚的另外一个重要因素是陆源沉积作用的重要性。陆源物质以较高速率注入的地区,碳酸盐组分的浓度往往就较小(由于掩蔽效应),而珊瑚藻则似乎更小。这部分地是由于水体混浊度增高的结果(因而透入的光就很少),而且也是由于那些珊瑚藻得以附在上面生长的硬底被覆盖的结果。因此,在密西西比河、亚马孙河、尼日尔河等大河的人海口一带,虽然在某些海底隆起处有珊瑚藻可以附着的硬底,但仍然没有珊瑚藻(Stetson, 1953; Parker 和 Curray, 1956)。Martin (1973) 曾发现现代河流的泥砂覆盖在广泛分布的藻类碳酸盐之上,这些碳酸盐沉积显然是在海平面较低、气候比较干旱时形成的。它们分布在陆源物质注入量最小的地区,如巴哈马、尤卡坦以及巴西东北部及东南部,那里的水很清洁,而且(陆源物质的)沉积作用非常微弱,所以珊瑚藻成因的沉积物就很丰富。

水深 钙藻究竟在什么深度上能够大量沉积碳酸钙,这个问题引起了广泛的争论。显然,仙掌藻的某些种(例如 *Halimeda cryptica*) 在牙买加水深 75 米的地方很繁茂(Goreau 和 Land, 1974)。在巴西沿岸,现代仙掌藻团粒分布的深度较浅(20—40 米),然而,这可能在某种程度上反映了巴西东北沿岸陆架一般都较浅。如果研究一下更深的生境,将会证明垂直深度的范围还是相当大的。

由于在陆架深度较大的地方已经发现了珊瑚藻,所以推断它们可能在深达 200 米处形成碳酸盐沉淀(Adey 和 MacIntyre, 1973),同时,在海水深度超过 150 米的海底也已经发现活的珊瑚藻(J. L. Wray, 1975, 口述意见)。然而,堆积富珊瑚藻沉积物的深度则较为有限。在水深超过 75 米处采集了 40 个珊瑚藻样品,测定了它们的年龄,发现其中只有四个样品的年龄不到 1000 年。几乎所有其它样品都超过一万年(插图 6),它们大概是在低海平面时沉积下来的。此外,能在水深超过 50 米处采到的标本,大多数是红藻石,虽然这种藻类也生长在较浅的水中(Bosselini 和 Ginsburg, 1971),它们在深水中的生长速度就很慢,通常只有 0.1 毫米/年(McMaster 和 Conover, 1967; Vogel, 1970);藻团粒和有壳藻通常产于水深不超过 40 米的地方(Blanc, 1972)。

5. 成岩变化

珊瑚藻和仙掌藻的碎片都易受成岩变化的影响。在仙掌藻中,胞囊(utricle)迅速为粒内文石充填,其颗粒成为隐晶质的团块(插图 7),这一作用在现代单个的藻片内经常可能发生(Milliman, 1974)。

珊瑚藻的变化要稍为复杂一些,在这一变化中,细胞格架和生殖巢中的粒间胶结物可以是文石及碳酸镁(插图 7)。由于大西洋西部不同的陆架上珊瑚藻的年龄延续得很长,

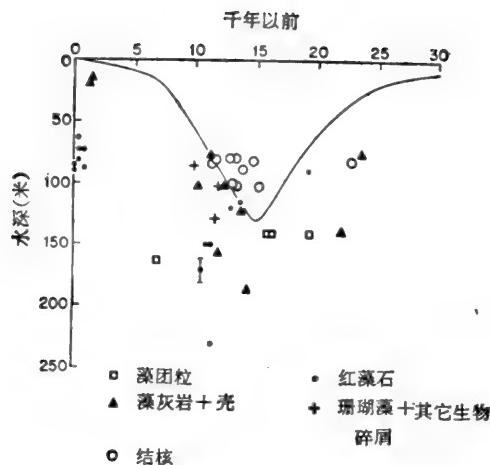


插图 6 各种珊瑚藻的年龄和采样深度的关系

曲线表示三万年以来海平面的位置(据 Milliman 和 Emery, 1968).注意:从水深超过 50 米处采到的现代珊瑚藻只有红藻石(不同大小的结核);其它种类显然只分布在浅得多的地方(本图资料引自 Nota, 1958; Koldewijn, 1958; McMaster 和 Conover, 1967; MacIntyre 和 Milliman, 1970; Vogel, 1970; Seisser, 1972; Milliman et al., 1972; Delibrias et al., 1972, 1974; Thommeret 和 Thommeret, 1973 以及 Nair, 1974)。

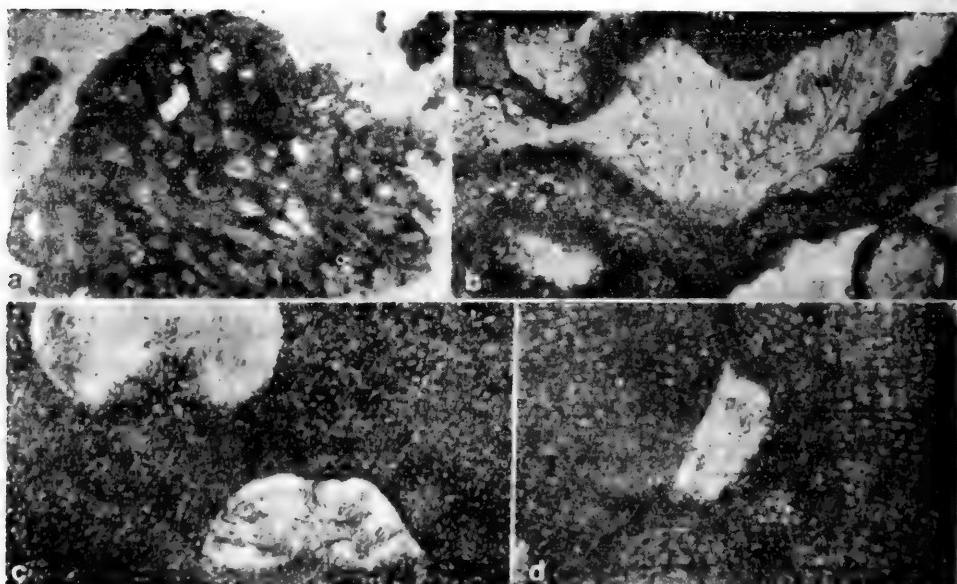


插图 7 钙藻的成岩变化

(a) 有充填物的仙掌藻薄片, $\times 50$; (b) 墨西哥沿岸内陆架藻灰岩纹层中的粒间胶结物; (c) 和 (d) 生殖囊胶结物, 注意 (d) 中的细胞充填物。(b)—(d) $\times 250$ 。

所以, 温度在控制成岩变化和粒间胶结中的作用较难估计。然而, 看来成岩变化在较冷的水中进行得比较缓慢, 实际上, 在巴西大陆架沉积物中找到的所有藻类碎片(其中有一些显然是现代的)都有次生碳酸盐充填, 而在摩洛哥和哈特勒斯角沿岸较冷的水中找到的碎片(其中有许多十分可能是残余沉积物)有许多是没有充填物的。如果可以辨别出古代沉积

物中的原始充填的话，这就可能给古生物家提供一个区分气候带的方法。

〔周明鉴 译〕

参 考 文 献

- Adey, W.H.: Distribution of saxicolous crustose corallines in the northwestern North Atlantic. *J. Phycol.* 2, 49-54 (1966).
- Adey, W.H.: Effects of light and temperature on growth rates in boreal-subarctic crustose corallines. *J. Phycol.* 6, 269-276 (1970).
- Adey, W.H., MacIntyre, I.G.: Crustose coralline algae: a re-evaluation in the geological sciences. *Geol. Soc. Am. Bull.* 84, 883-904 (1973).
- Blanc, J.J.: Sedimentary geology of the Mediterranean Sea. *Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev.* 6, 377-454 (1968).
- Blanc, J.J.: Observations sur la sédimentation bioclastique en quelques points de la marge continentale de la Méditerranée. In: *The Mediterranean Sea: A Natural Sedimentation Laboratory*. Stanley, D.J. (ed.). Stoudsburg: Dowden, Hutchinson and Ross 1972, pp. 225-240.
- Biollet, G.: Étude géologique de la Manche occidentale, fonds vocheux, dépôts Quaternaires, sédiments actuels. *Ann. Inst. Océanogr. (Paris)* 42, 1-219 (1964).
- Bosellini, A., Ginsburg, R.N.: Form and internal structure of recent algal nodules (Rhodolites) from Bermuda. *J. Geol.* 79, 669-682 (1971).
- Caulet, J.P.: Recent biogenic calcareous sedimentation on the Algerian continental shelf. In: *The Mediterranean Sea: A Natural Sedimentation Laboratory*. Stanley, D.J. (ed.). Stoudsburg: Dowden, Hutchinson and Ross 1972, pp. 261-277.
- Coutinho, P.N., Morais, J.O.: Distribución de los sedimentos en la plataforma continental norte-nordeste de Brasil. *Symp. Invest. Res. Caribb. Sea and Adjacent Regions, UNESCO*, 273-284 (1971).
- Delibrias, G., Guillier, M.R., Labeyrie, J.: Gif natural radiocarbon measurements VII. *Radiocarbon* 14, 280-320 (1972).
- Delibrias, G., Guillier, M.T., Labeyrie, J.: Gif natural radiocarbon measurements VIII. *Radiocarbon* 16, 15-94 (1974).
- Emery, K.O.: Shallow structure of continental shelves and slopes. *Southeastern Geol.* 9, 173-194 (1968).
- Emery, K.O., Uchupi, E.: Western North Atlantic Ocean: Topography, rocks, structure, water, life and sediments. *Am. Assoc. Petroleum Geol. Memoir* 17, 532 pp. (1972).
- Foslie, M.H.: The Norwegian forms of *Lithothamnion*. *Norske Vidensk., Selsk. Skr. Kl. 29-208* (1894).
- Ginsburg, R.N., Rezak, R., Wray, J.L.: Geology of calcareous algae. *Comparative Sed. Lab., Univ. Miami* (1972).
- Goreau, T.F.: Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef builders. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 109, 127-167 (1963).
- Goreau, T.F., Land, L.S.: Fore-reef morphology and depositional processes, North Jamaica. *Soc. Econ. Paleontol. Mineral. Spec. Publ.* 18, 77-89 (1974).
- Gould, H.R., Stewart, R.H.: Continental terrace sediments in the northeastern Gulf of Mexico. In: *Finding Ancient Shorelines*. *Soc. Econ. Paleontol. Mineral. Spec. Publ.* 5, 2-19 (1955).
- Hillis, L.W.: A revision of the genus *Halimeda* (order Siphonales). *Inst. Marine Sci., Univ. Texas* 6, 321-403 (1959).
- Huve, P.: Étude expérimentale de la réinstallation d'un "trottoir à Tenaera", en Méditerranée occidentale. *C.R. Acad. Sci. Paris* 239, 323-325 (1954).
- Huve, P.: Contribution à l'étude des fonds à *Lithothamnium (?) solutum* Foslie (*Lithophyllum solutum* (Foslie)). Lemoine de la région de Marseille. *Red. Travaux Sta. Mar. d'Endoume Bull.* 11, 105-134 (1956).
- Jacquotte, R.: Etude des fonds de maerl en Méditerranée. *Rec. Travaux Sta. Mar. D'Endoume Bull.* 26, 141-230 (1962).
- Johnson, J.H.: Limestone-building algae and algal limestones. *Quart. Colo. School Mines* 297 pp. (1961).
- Johnson, H.W., Austin, L.F.: Growth rates in the articulated coralline, *Calliarthron* (Rhodophyta). *Can. J. Botany* 48, 125-132 (1970).
- Keary, R.: Biogenic carbonate in beach sediments of the west coast of Ireland. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., Ser. A* 3, 75-85 (1967).
- Kempf, M.: A plataforma continental da costa leste brasileira, entre o Rio São Francisco e Ilha de São Sebastião ($10^{\circ}30' - 25^{\circ}$ S): Notas sobre os principais tipos de fundo. *Anais XXVI Congresso, Soc. Geo. Bras.* 2, 115-132 (1972).

- Koldewijn, B.W.: Sediments of the Paria-Trinidad shelf. Rept. Orinoco Shelf Exped. 3, 109 pp. (1958).
- Kornicker, L.S., Bryant, W.R.: Sedimentation on continental shelf of Guatemala and Honduras. Am. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 11, 244–257 (1969).
- Logan, B.W., Harding, J.L., Ahr, W.M., Williams, J.D., Snead, R.G.: Late Quaternary sediments of Yucatan shelf, Mexico. Am. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 11, 1–128 (1969).
- Ludwick, J.C., Walton, W.R.: Shelf-edge calcareous prominences in northeastern Gulf of Mexico. Am. Assoc. Petrol. Geol. Bull. 41, 2054–2101 (1957).
- MacIntyre, I.G., Milliman, J.D.: Physiographic features on the outer shelf and upper slope, Atlantic continental margin, southeastern United States. Geol. Soc. Am. Bull. 81, 2577–2598 (1970).
- Martin, L.: Morphologie, sédimentologie et paléogéographie au quaternaire récent du plateau continental ivoirien. Ph. D. thesis, Univ. Paris, 340 pp., 1973.
- Mabesoone, J.M., Coutinho, R.N.: Littoral and shallow marine geology of northern and northeastern Brazil. Trab. Oceanogr. Univ. Fed. Pe., Recife 12, 1–214 (1970).
- McMaster, R.L., Conover, J.T.: Recent stromatolites from the Canary Islands. J. Geol. 74, 647–652 (1967).
- McMaster, R.L., Milliman, J.D., Ashraf, A.: Continental shelf and upper slope surface sediments off Portuguese Guinea, Guinea and Sierra Leone, West Africa. J. Sediment. Petrol. 41, 150–158 (1971).
- Melo, U. de, Summerhayes, C.P., Ellis, J.P.: Uppercontinental margin sedimentation off Brazil. Part 4, Salvador to Vitoria, Southeastern Brazil. Contr. Sedimentology 4, 78–116 (1975).
- Menzies, R.J., Pilkey, O.H., Blackwelder, B.W., Dexter, D., Huling, P., McCloskey, L.: A submerged reef off North Carolina. Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 51, 393–431 (1966).
- Milliman, J.D.: Atlantic continental shelf and slope of the United States. Petrology of the sand fraction northern New Jersey to southern Florida. U.S. Geol. Survey Prof. Paper 529-J, 40 pp. (1972).
- Milliman, J.D.: Marine Carbonates. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1974.
- Milliman, J.D.: Upper continental margin sedimentation off Brazil. Part 6. A synthesis. Contrib. Sedimentol. 4, 151–175 (1975).
- Milliman, J.D.: *Miniacina miniacea*: modern foraminifera sands on the outer Moroccan shelf. Sedimentology 23, 415–419 (1976).
- Milliman, J.D., Pilkey, O.H., Ross, D.A.: Sediments of the continental margin off the eastern United States. Geol. Soc. Am. Bull. 83, 1315–1334 (1972).
- Milliman, J.D., Summerhayes, C.P. (eds.): Upper continental margin sedimentation off Brazil. Contrib. Sedimentology 4, 175 pp. (1975).
- Milliman, J.D., Weiler, Y., Stanley, D.J.: Morphology and carbonate sedimentation on shallow banks in the Alboran Sea. In: The Mediterranean Sea: A Natural Sedimentation Laboratory. Stanley, D.J. (ed.). Stroudsburg: Dowden, Hutchinson and Ross 1972, pp. 241–259.
- Müller, J.: Mineralogisch-sedimentpetrographische Untersuchungen an Karbonatsedimenten aus dem Schelfbereich um Fuerteventura und Lanzarote (Kanarische Inseln). Unpubl. Ph. D. thesis, Univ. Heidelberg, 99 pp. (1969).
- Nair, R.R.: Holocene sea-levels of the western continental shelf of India. Proc. Indian Acad. Sci. 79 (B), 197–203 (1974).
- Nota, D.J.G.: Sediments of the western Guiana shelf. Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen, Nederlands. 58, 98 pp. (1958).
- Parker, R.H., Curray, J.R.: Fauna and bathymetry of banks on continental shelf, northwest Gulf of Mexico. Am. Assoc. Petrol. Geol. Bull. 40, 2428–2439 (1956).
- Pérès, J.M., Picard, J.: Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. Rec. Trav. Stn. Marine Endoume Bull. 14, 5–137 (1964).
- Rad, U. von: Great Meteor and Josephine Seamounts (eastern North Atlantic): Composition and origin of bioclastic sands, carbonate and pyroclastic rocks. Meteor. Forsch.-Ergebn. C (19), 61 pp. (1974).
- Siesser, W.G.: Relict algal nodules (Rhodolites) from the south African continental shelf. J. Geol. 80, 611–616 (1972).
- Stetson, H.C.: The sediments of the western Gulf of Mexico. Papers Phys. Oceanogr. Meteor. 12, 1–45 (1953).
- Summerhayes, C.P., Milliman, J.D., Briggs, S.R., Bee, A.G., Hogan, C.: Northwest African shelf sediments: Influence of climate and sedimentary processes. J. Geol. 84, 277–300.
- Thommeret, J., Thommeret, Y.: Monaco radiocarbon measurements IV. Radiocarbon 15, 321–344 (1973).
- Vicalvi, M.A., Milliman, J.D.: Carbonate sedimentation on the continental shelf off southern Brazil, with special reference to the benthonic foraminifera. Am. Assoc. Petrol. Geol. Memoir, in press (1976).
- Vogel, J.C.: Gronian radiocarbon dates IX, Radiocarbon 12, 44–471 (1970).

咸水和淡水中石面微生物和石内微生物对碳酸盐岩的构成与分解*

〔西德〕 J. 施奈德

1. 引言

碳酸盐岩旋回中的微生物(如蓝藻、绿藻、红藻、真菌和地衣)十分重要,而且常起决定性作用。有的微生物使碳酸盐岩堆积,有的则使碳酸盐岩瓦解,还有一些同时兼具此两种作用。

2. 碳酸盐岩的堆积

碳酸盐岩的堆积可有四种不同的产出方式:

(1) 颗粒的捕获和粘结

任何物质的沉积物颗粒都可被机械地捕获,并为藻席和藻微礁表面粘液和藻丝所粘结。这种捕获和粘结过程已从潮下带到潮上带的海洋环境中的藻席获得充分了解 (Black, 1933; Logan, 1961; Monty, 1965, 1967; Gebelin, 1969; Golubić, 1973)。

淡水环境中,这一过程在湖泊、河流中的钙华和湖积物壳的堆积上起着重要作用。

(2) 碳酸钙胶结作用

由于二氧化碳和重碳酸的同化作用,水中碳酸钙饱和度提高了,而且碳酸钙是微环境中的无机沉淀物。

介于海洋环境和湖泊环境藻丝之间的微环境中,由于藻对二氧化碳和重碳酸的同化作用, pH 值可以升高到 10 以上 (Goldman et al., 1972)。 CO_3^{2-} 的浓度升高了,碳酸钙就沉淀下来。这是碳酸钙的一种无机沉淀作用,是由微生物的生理活动促成的。碳酸钙在孔穴系统中沉淀成无定向的泥晶微粒(图版 II, 图 4)。在海洋环境中,这些泥晶由霰石组成(海水的 Mg/Ca 比 >1),而在淡水环境中 (Mg/Ca 比 <1),这些泥晶则由方解石组成。这种沉淀作用在海水中因受障碍物以及结晶作用的影响,如 Mg^{2+} (Pytkowicz, 1969) 或各种有机质 (Chave 和 Suess, 1970; Simkiss, 1964) 的影响而减弱。

捕获、粘结以及胶结作用,既可出现在淡水中,也可发生在海水里。

(3) 碳酸钙结壳

蓝藻、绿藻和真菌可以使藻丝和菌丝的表面结上一层碳酸钙壳。

这个过程局限于淡水环境。海洋环境中的类似物还不了解,至少现代的藻和菌还不清楚 (Pia, 1934; Monty, 1973; Golubić, 1973)。

结壳由方解石组成,方解石在衣鞘外面或多或少定向地生长(图版 I, 图 2; 图版 II,

* 原题 "Carbonate Construction and Decomposition by Epilithic and Endolithic Micro-organism in Salt-and Freshwater", 作者 J. Schneider.

图 2、3)。

导致藻丝和菌丝上发生泥晶方解石沉淀的生理作用细节还不清楚。

下面所举的两例都属于这类结壳。南斯拉夫斯洛文尼亚的斯科然洞穴阴暗角落所产的松散泉华，就是由菌丝方解石结壳堆积而成的(图版 I, 图 1)。

该区域的渗透水不仅含有充分的溶解碳酸钙，还有足够的有机质，它们可被异养细菌所同化。方解石呈定向的泥晶微粒沉淀在菌丝表面。

物种不同，其结壳的厚度就不同。在洞穴入口处，光线刚好照到岩壁上，菌与藻相伴生。藻丝上有较粗粒的泥晶方解石结壳[波士顿的 S. Golubić 博士细心地向我介绍了一种好象是 *Geiteria calcarea* (Friedman, 1955) 的蓝藻的产地以及鉴定的情况]，泥晶方解石围绕藻丝依放射状排列于一定的范围内(图版 I, 图 2)。富含碳酸盐的浅水亚滨岸带的湖积物壳的微体植物约含 90% 的裂须藻 (*Schizohyrix*) 的种 (*S. lacustris*、*S. fasciculata*, 见于 Kann, 1941、1959)。这些裂须藻的一个衣鞘里包含若干个藻丝。衣鞘外部表面包以泥晶方解石结壳(图版 II, 图 2、3)。藻微礁的基本格架就是以此方式建立起来的(见第三节)。

(4) 粘液中碳酸钙的分泌

Rivularia haematites (D. C.) AG. 钙化的群体是湖泊、河流中湖积物壳的重要组分。群集的放射状生长的藻丝完全陷在粘液里，方解石顺着粘液中藻丝的衣鞘沉淀下来(图版 I, 图 3、4)。Wallner (1935) 描述过方解石结壳模式的详细情况。在 Pia (1934, 12—15 页) 的著作里可以查阅到较早的参考文献。

碳酸钙的藻丝和菌丝表面上的定向结壳以及粘液中的分泌物均发生在淡水里。这一切过程(捕获、粘结、胶结、结壳、钙化)造成了特征的生物碳酸盐构造，其中有一些具有高度的化石化趋势，例如洞穴泉华壳、钙华，湖泊河流中的湖积物壳、鲕绿泥石和叠层石。

3. 碳酸盐岩的分解

陆地、湖泊和海洋环境里碳酸盐岩的分解作用过程，石内藻、菌和地衣起着决定性作用。它们可以破坏各种碳酸盐岩底质，无论岩石(石灰岩和白云岩)、贝壳或者沉积物颗粒。石内微生物以三种不同的方式影响着碳酸盐的分解。

(1) 石内微生物的生物侵蚀作用

石内蓝藻、绿藻和红藻、真菌和菌丝进入碳酸盐岩底质中起作用。它们以不同的方式促使底质渐渐崩解(对此尚未完全清楚)。于是，就进行了生物侵蚀作用。这样，不同的微生物所造成的特殊的穿孔型式得以保存在化石记录中(Golubić, 1969, 1973; Golubić 和 Schneider, 1972; Schneider, 1973, 1976)。

(2) 为无机溶液提供碳酸盐岩表面

由于石内微生物的作用使底质表面破碎，就为一切无机溶液提供了较大的作用表面。在陆地环境，石内地衣广泛参与这一作用过程。石内地衣钻入到碳酸盐岩底质表面以下几毫米深(图版 I, 图 5、6)。

穿了孔的碳酸盐岩底质表面上的颗粒容易被雨水溶蚀掉，因为雨水是碳酸钙不饱和的。尤其在陆地环境中，这种作用过程在喀斯特的形成(如卡林)上有重要的作用。

(3) 生物磨蚀作用使碳酸盐岩表面变松

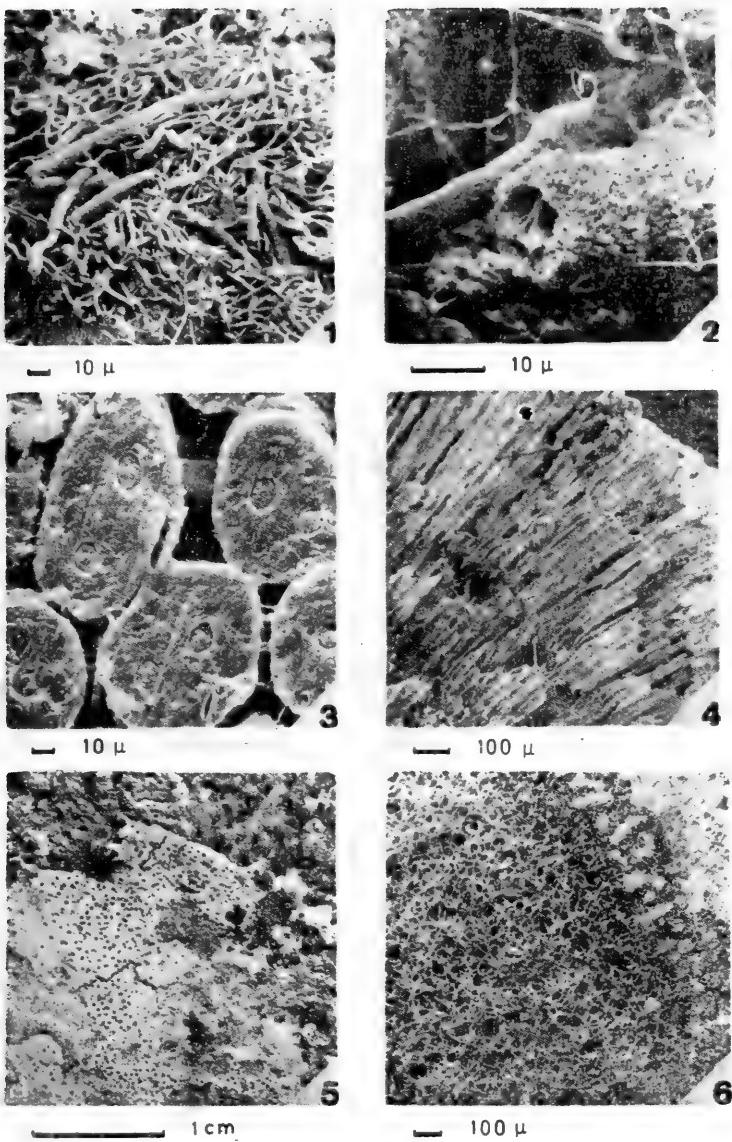


图 版 I

图 1. 南斯拉夫斯科然洞穴阴暗角落里的洞穴泉华壳。壳体由各种真菌碳酸钙包裹的菌丝组成。

图 2. 洞穴进口处光线透射极限内的泉华壳特写镜头。包壳的真菌菌丝(背景)旁边为泥晶包壳的蓝藻藻丝 (*Geitleria calcarea* Friedmann, 1955)。

图 3. 具有一些 *Rivularia haematis* (D. C.) Ag. 藻丝衣鞘的横切面。衣鞘和藻丝已被环氧树脂所取代。树脂嵌入后遭到溶解, 衣鞘里面为碳酸钙所填充。产地: 奥地利阿特尔泽, 水深 0.5 米深度。

图 4. *Rivularia haematis* 群体的横切面。显示环绕方解石管的径向排列。藻的衣鞘和藻丝被 Chlorox 所改造。

图 5. 具有石内地衣的各种原植体的石灰岩表面。小黑洞是 *Amphoridium calcisendum* (D. C.) Serv. 的子囊壳。产地: 亚得里亚海北部南斯拉夫罗维尼南部亚潮上带最上部石灰岩海岸。

图 6. 石内地衣的环氧树脂铸型。岩石碎片垂直表面切开 (右上角)。表面以下就是藻层。地衣菌丝钻到石灰岩中, 深达 1—3 毫米。

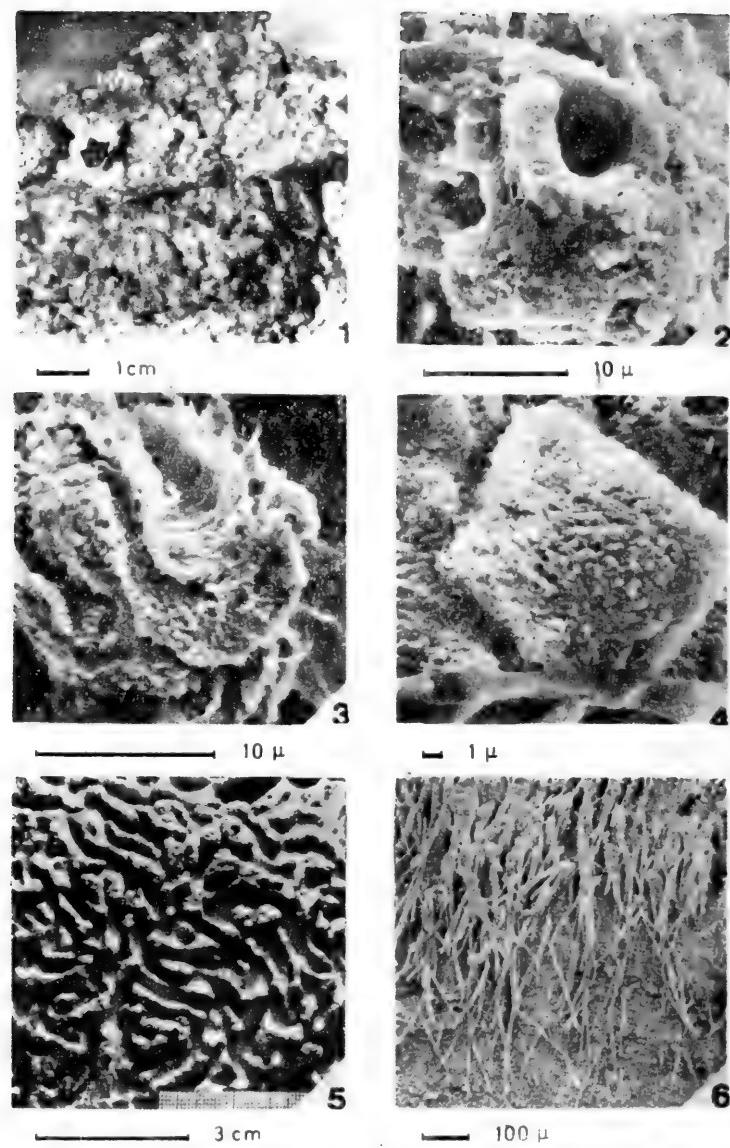


图 版 II

图 1. 湖积物壳。产地：奥地利阿特尔泽的淡水湖泊潮下带最上部。藻微礁特征的菜花状生长构造。圆形者为 *Rivalaria haematis* (R.) 集群。

图 2. 裂须藻 (*Schizothrix*) 丝状体的泥晶包壳(方解石)。丝状体及其普通衣鞘被 *chlorox* 改造过。

图 3. 裂须藻衣鞘的残余，被块状泥晶方解石包壳。大多数藻类物质已被 *Chlorox* 改造。

图 4. 湖积物壳捕获的沉积物颗粒，被泥晶方解石包壳。泥晶是无机沉淀物，来源于 CO_2 和 HCO_3^- 的同化作用。

图 5. 奥地利阿特尔泽的淡水湖泊潮下带沟纹石灰岩表面。沟纹上的湖积物壳经过冲刷改造，沟纹间的脊乃湖积物壳的生长点。脊呈白色。沟纹呈绿色，是石内蓝藻所造成的。

图 6. 为图 5 所示石内藻沟纹的环氧树脂铸型的垂向切面。裂须藻的种起初是以整个衣鞘钻孔，达于一定的深度后，单个菌丝离开衣鞘钻入底质。

松软的碳酸盐岩底质容易受到觅食生物和掘穴生物的侵入。它们吃微生物和底质最上层，从而造成沉积物。这类生物侵蚀(或者称生物磨蚀)是由各种腹足类、棘皮动物、鱼类等进行的，特别是在海洋环境里，但也发生在湖泊以及陆地环境里。

最后破坏的形态称为“生物喀斯特”(biokarst)，而且石内微生物常常形成特征的穿孔，存在高度化石化的趋势。所以，它们在古生态和岩相研究方面很有意义。

4. 淡水碳酸盐岩的同时性堆积和分解

一百二十年来，对于湖积物壳和沟纹已经相当清楚了。1857年，Schimper描述了日内瓦湖里的这些湖积物形态，其观察结果已由 Forel (1878) 发表了。

湖积物壳和沟纹产于富含碳酸盐沉积物的河流、湖泊的浅水亚滨岸带。湖积物壳在任何底质上都生长。壳层本身包括30% 的藻、60% 的捕获成因的和无机或生物成因的沉淀方解石以及10% 的捕获沉积物。藻微礁显示出一种特征性的菜花状生长构造(图版II，图1)。

湖积物沟纹只产在碳酸盐岩石上，但常与湖积物壳相连。沟纹的形状很象脑纹，并且看不出方向上的规律性(图版II，图5)。

为了特殊目的，Boysen Jansen (1909) 进行了有关湖积物沟纹形成的研究工作(见 Kann, 1941)，可是迄今在成因上仍未获得充分的解释，湖积物壳一开始是“斑礁”状的藻微礁，以不规则的式样生长在碳酸盐岩底质的表面上(插图1)。

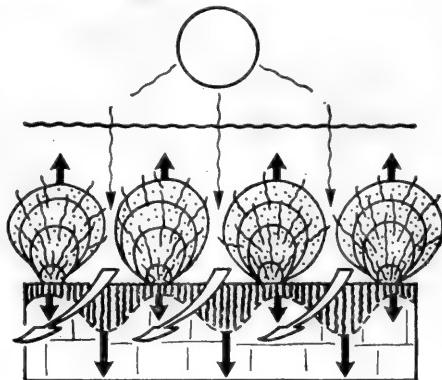


插图1 碳酸盐岩底质(浅水潮下带,淡水)

上面湖积物壳和沟纹的成因模式

黑色箭头指示生物对碳酸盐的同时性

堆积和分解；白色箭头示渗流水。

碳酸盐岩底质(石灰岩或白云岩)同时被石内藻和石内菌侵入。一旦湖积物壳生长了几个毫米厚，强烈的钙化就使光线达不到碳酸盐岩底质表面。因此，石内藻在暴露于光线之下的“斑礁”之间的空间里可以钻得较深。从而在这里优先发生生物侵蚀作用。一面掘穴一面觅食的生物(蠕虫、金丝藻、桡足类和腹足类)侵入钙化壳间的空间并磨蚀掉松散的岩石表面。觅食生物的生物磨蚀作用导致钙藻微礁之间出现浅沟(插图1)。秋、冬季的风暴可把结壳吹掉，壳层碎片就在沉积物底部形成颗石藻的内核或者直接参与碳酸盐的沉积作用。

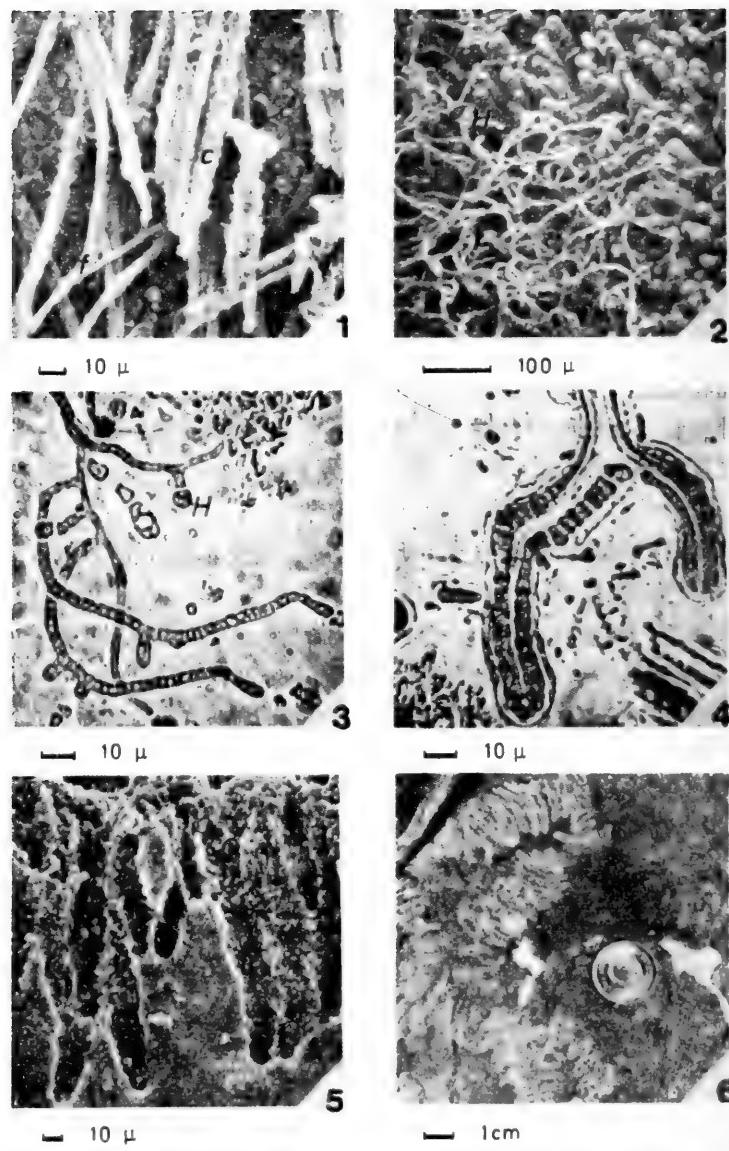


图 版 III

图 1. 沟纹石灰岩中石内裂须藻丝状和菌丝的环氧树脂铸型。蓝藻 (c) 铸型表面粗糙, 与底质结构相一致。真菌 (f) 铸型表面光滑。(说明见正文第 4 节)

图 2. *Kurtuthrix* (右) 和 *Mastigocoleus* (左) 两个种的环氧树脂铸型。钻孔密大约每平方厘米 30 万个个体。两种不同的钻孔形态清晰可辨。*Kyrtuthrix* 垂直于表面钻孔; *Mastigocoleus* 钻孔不规则, 并可根据其特征的异形胞来鉴别。

图 3. 亚得里亚海北部南斯拉夫伊丽的利亚石灰岩海岸上部潮间带中典型的石内蓝藻 *M. testarum* Lagerheim. *Mastigocoleus* 以其异形胞为特征。

图 4. 亚得里亚海北部南斯拉夫伊丽的利亚石灰岩海岸上部潮间带的典型石内蓝藻 *K. dalmatica* Ercegovic. *Kurtuthrix* 以环状藻丝钻孔。

图 5. 亚得里亚海北部南斯拉夫伊丽的利亚石灰岩海岸的波浪带。具有一种石内蓝藻 *Hyella caespitosa* (Bornet and Flahault) 隧道钻孔的破碎的石灰岩岩块。

图 6. 由石面和石内蓝藻群集的石灰岩表面上 *Patella* 觅食爬迹。*Patella* 把藻类和松散的碳酸盐岩颗粒一道吞下。通过这种生物磨蚀作用, 觅食者以粪便形式制造了沉积物。产地: 亚得里亚海北部南斯拉夫伊丽的利亚石灰岩海岸的波浪带。

下列集结现象有选择地发生在沙脊上。由于生物侵蚀和磨蚀作用同时进行而使沟纹持续加深。随着壳层越来越厚(>3厘米)，这些沟终将变成穴，其中有机质受微生物的腐败作用而导致 CO₂ 含量增高、pH 值降低。无机溶液将依照 Golubić (1962、1973, 443 页) 所描绘的那样出现。然而，对于沟纹(亦即生物喀斯特)的形成来说，在藻微礁间的碳酸盐岩底质上同时进行的生物侵蚀和磨蚀作用是非常重要的。关于湖积物壳和沟纹的详细探讨正在维也纳的 Edith Kann 博士的合作下进行。

图版 II 图 6 是奥地利阿特尔泽的一个例子，表示在裂须藻和胶须藻湖积物壳下面沟纹石灰岩中的典型石内蓝藻。

裂须藻 (*Schizothrix*) 起初是用它的整个衣鞘(包括许多藻丝)钻孔，在一定的深度以下，裂须藻的单个藻丝就离开衣鞘钻到底质中去。

根据铸型表面的不同结构可把真菌和蓝藻区分开(图版 III, 图 1)。蓝藻的树脂铸型因底质的结构不同而显得表面很粗糙；真菌的树脂铸型则很光滑。蓝藻隐现于底质颗粒之间的基质中(图版 III, 图 5)。一个藻的钻孔直径要比其中的藻丝体直径大。相反，真菌所消除掉的底质极少，其所钻的孔径与菌丝直径相等。钻孔的机制虽然还不清楚，但是钻孔铸型外形上的差异却使我们能够区别出真菌的钻孔和蓝藻的钻孔 (Golubić 和 Schneider, 1972; Golubić et al., 1975; Golubić et al., 1970)

5. 海相碳酸盐岩海岸的侵蚀

海相石灰岩海岸出现一种非常特征的颜色分带和特殊的形态分带现象。颜色来自石面和石内蓝藻不同的种 (Ercegović, 1932; Le Campion-Alsumard, 1969; Schneider, 1972、1976)，而且其分带性取决于海岸各个带的不同生态条件。形态类型(岩穴、孔洞)并非无机溶液造成的，而是石内微生物的生物侵蚀和觅食生物的磨蚀所造成的 (Schneider, 1973、1976)。海相石灰岩海岸的两个特征性石内蓝藻的例子(南斯拉夫伊斯的利亚，潮间带)表示在图版 III, 图 3、4：其一是 *Kyrtuthrix dalmatica* (Eregegović, 1929)，具有典型的双环藻丝体；另一个是 *Mastigocoleus testarum* (Lagerheim, 1886)，以其异形胞为特征。

钻孔密度为每平方厘米 30 万个个体。两个种显示出钻孔特征上的差异：*Kyrtuthrix* 常垂直于底质表面钻孔；*Mastigocoleus* 钻入底基则无一定方向 (Golubić 和 Le Campion-Alsumard, 1973)，并且可从其特征的异形胞识别出来。

石内蓝藻所钻的隧洞显示出一种特征的形状。在孔壁上，底质颗粒间的基质消失，于是，底质颗粒由于生物侵蚀作用而变得松散。这就将底质表面揭露，而利于觅食生物侵袭(图版 I, 图 5)。

觅食者(即腹足类，图版 III, 图 6) 吃掉石面和石内藻及菌，而且连同松散的碳酸盐岩颗粒一道吞下。通过这种生物磨蚀作用，觅食者以排泄粪便的形式造成了碳酸盐沉积物 (Schneider, 1976)。有关碳酸盐岩海岸的这一过程中的质量平衡的详细研究，即将进行。破坏作用的强度决定于该地点的湿度，湿度较高，该地(潮下、潮间或潮上带岩穴或岩洞)的生物破坏强度就高。因此，湿度差最高的带(即最高水位的波浪带) 其岩石破坏速度、生物喀斯特发育就最快，并且特征的形态也就非常显著。

海岸的生物分带和形态分带现象，在每一岩穴中的叠覆层序上，都按湿度重复出现



插图 2 亚得里亚海北部南斯拉夫伊斯特拉的一个石灰岩海岸的分带
岩穴中的叠覆层序说明生物分带与形态分带的关系。

(见插图 2)，说明生物分带和形态分带的关系。

6. 结论

(1) 湖泊和陆地环境中的碳酸盐岩旋回

插图 3 是以阿尔卑斯北部为例说明湖泊和陆地环境中发育起来的碳酸盐岩旋回。

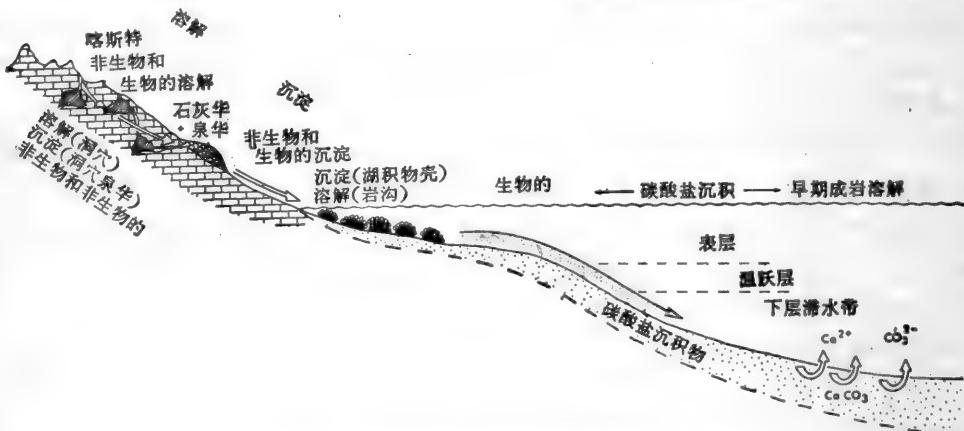


插图 3 湖泊和陆地环境中的碳酸盐岩旋回

生物的和无机的碳酸盐岩分解导致喀斯特和洞穴形成。生物成因的碳酸盐岩沉淀就发生在洞穴泉华壳、钙华、湖积物壳、鲕绿泥石和碳酸盐沉积物上。

生物侵蚀和磨蚀作用导致沟纹石的形成，亦即生物喀斯特。夏季平水期的湖底沉积物中可以出现早期成岩阶段的溶液，使湖水中的碳酸钙发生再循环。溶解的碳酸钙也可被河流搬运到海里。

(2) 海洋环境中的碳酸盐岩旋回

插图 4 表示海洋环境中的碳酸盐岩旋回。

微生物生物侵蚀产生了溶解的碳酸盐。这些碳酸盐被雨水和波浪冲刷到海里。在海中，它们随海流搬运而分布，还可被生物利用来营建硬体的钙质壳。

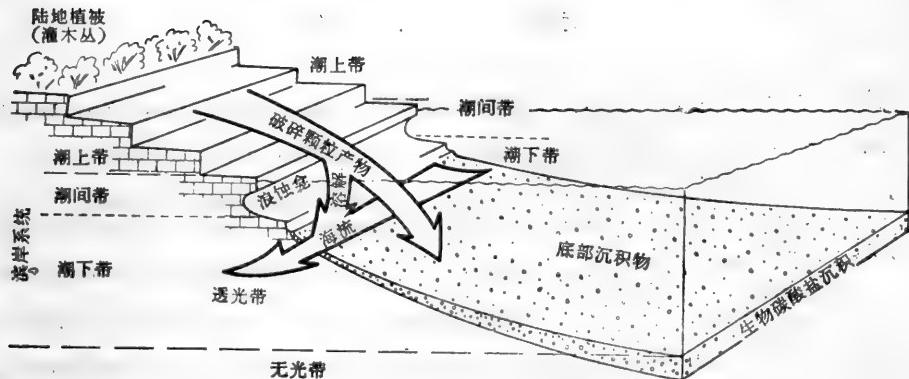


插图 4 海洋环境中的碳酸盐岩旋回

觅食生物的磨蚀作用造成包含碳酸盐颗粒的粪球粒。这种微粒物质可以被搬运到潮下区域的沉积物底部，从而使沉积速度加快。在沉积物底部，由于生物侵蚀和磨蚀作用而使粒度变细。所以，颗粒变细，尤其是在那些有碳酸盐沉积的地区，都是石内微生物造成的。

〔苏宗伟 译〕

参 考 文 献

- Black, M.: The algal sediments of Andros Island, Bahamas. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B 222, 165–192 (1933).
- Boysen Jensen, P.: Über Steinkorrasion an den Ufern von Furesö. Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 2, 163–173 (1909).
- Ercegovic, A.: Ecological and sociological studies on lithophytic cyanophytes of the Adriatic coast (in serbocroatian). Jugosl. Akad. Znanosti Umjet., Zagreb 244, 129–220 (1932).
- Chave, K.E., Suess, E.: Calcium carbonate saturation in seawater: Limnology and Oceanography 15, 633–637 (1970).
- Forel, F.A.: Remarques sur la sculpture des galets des grèves des lacs Suisses. Act. Soc. Helv. Sci. Nat., Bern, 1878.
- Friedmann, J.: *Geitleria calcarea* n. gen. n. sp., a new athmophytic lime-encrusting blue-green alga. Botan. Notiser 108, 439–445 (1955).
- Gebelein, C.D.: Distribution, morphology and accretion rate of recent subtidal algal stromatolites, Bermuda. J. Sediment. Petrol. 39, 1, 49–69 (1969).
- Goldman, J.C., Porcella, D.B., Middlebrooks, E.J., Toerien, D.F.: The effect of carbon on algal growth – its relationship to eutrophication. Water Res. 6, 637–679 (1972).
- Golubić, S.: Zur Kenntnis der Kalkinkrustation und Kalkkorrasion im Seelitoral. Schweiz. Z. Hydrobiol. 24, 2, 229–243 (1962).
- Golubić, S.: Cyclic and noncyclic mechanisms in the formation of travertine. Verh. Intern. Verein Limnol. 17, 956–961 (1969).
- Golubić, S.: The relationship between blue-green algae and carbonate deposits. In: The Biology of Blue-Green Algae. Carr, N.G., Whitton, B.A. (eds.). Oxford: Blackwell 1973, pp. 434–472.
- Golubić, S., Brent, G., Le Campion-Alsumard, T.: Scanning electron microscopy of endolithic algae and fungi using a multipurpose casting-embedding technique. Lethaia 3, 203–209 (1970).
- Golubić, S., Le Campion-Alsumard, T.: Boring behaviour of marine blue-green algae *Mastigocoleus testarum* Lagerheim and *Kyrtuthrix damatica* Ercegovic as a taxonomic character. Schweiz. Z. Hydrol. 35, 1, 157–161 (1973).
- Golubić, S., Perkins, R.D., Lukas, R.: Boring micro-organisms and microborings in carbonate substrate. In: Study of Trace Fossils. Frey, R. (ed.). New York: Springer 1975, pp. 229–259.
- Golubić, S., Schneider, J.: Relationship between carbonate substrate and boring patterns of marine microorganisms. Geol. Soc. Am., 1972 Ann. Meet. Abstr. Progr. 4, 7, 518 (1972).
- Kann, E.: Krustensteine in Seen. Arch. Hydrobiol. 37, 504–532 (1941).
- Kann, E.: Die eulitorale Algenzone im Traunsee (Oberösterreich). Arch. Hydrobiol. 55, 2, 129–192 (1959).
- Le Campion-Alsumard, T.: Contribution à l'étude des cyanophycées lithophytes des étages supralittoraux et mediolittoraux (Région de Marseille). Thetys 1, 1, 119–172 (1969).
- Logan, B.W.: *Cryptozoon* and associate stromatolites from the recent Shark Bay, Western Australia. J. Geol. 69, 517–533 (1961).
- Monty, C.: Recent algal stromatolites in the windward lagoon, Andros Island, Bahamas. Ann. Soc. Geol. Belg., Bull. 88, 264–276 (1965).
- Monty, C.: Distribution and structure of Recent stromatilitic algal mats, eastern Andros Island, Bah. Ann. Soc. Geol. Belg., Bull. 90, 55–100 (1967).
- Monty, C.: Precambrian background and phanerozoic history of stromatolitic communities, an overview. Ann. Soc. Geol. Belg. 96, 3, 585–624 (1973).
- Pia, J.: Die Kalkbildung durch Pflanzen. Beih. Bot. Zentralbl. 52, Abt. A, 1, 1–72 (1934).
- Pytkowicz, R.M.: Chemical solution of calcium carbonate in sea water. Am. Zoologist. 9, 673–679 (1969).
- Schneider, J.: Biologische und anorganische Faktoren beim Abbau einer Kalkküste. Habilitationsschrift, Göttingen, 329 S. (1973).
- Schneider, J.: Biological and inorganic factors in the destruction of limestone coasts. Contr. Sedimentol. 6, 112 (1976).
- Simkiss, K.: Phosphates as crystal poisons in calcification. Biol. Rev. 39, 487–505 (1964).
- Wallner, J.: Zur Kenntnis der Kalkbildung in der Gattung *Rivularia*. Beih. Z. Bot. 54, Abt. A, 151–155 (1935).

现代珊瑚藻构筑物中的碳酸盐胶结作用*

〔瑞典〕 T. 亚历山德森

1. 藻类构筑物和现代海底胶结作用

在现代海洋中,壳状珊瑚藻的出现与某些浅海碳酸盐胶结作用有密切的关系。沿岸和近岸的藻类构筑物,诸如地中海沿岸的石叶藻 (*Lithophyllum*) 条带 (Pérès, 1967, Alexandersson, 1967), 百慕大和西印度群岛的藻脊和礁 (Ginsburg 和 Schroeder, 1973; Adey, 1974; Adey 和 Vassar, 1975; Dean 和 Eggleston, 1975) 以及实际上在所有的海洋中都存在的不固着的结核——红藻石 (*Rhodolith*) (Bosellini 和 Ginsburg, 1971; Alexandersson, 1974), 都是些明显的例子。内部碳酸盐胶结作用对于这种藻类构筑物的最终成分和结构通常是很重要的,尤其在其格架受到钻孔生物破坏的那些地方更是如此。在石叶藻条带和红藻石中,胶结物和孔隙内的沉积物可多达占整个生物岩的 50—70%,而最初的藻类残骸则仅剩下一些分散的残留物(图 1)。

这种壳状钙藻是下列构筑物中的基本组分:(1)格架。钙藻是格架的营造者,它们粘合了粒度、形状和来源都很不相同的外来颗粒。(2)多细胞生物毯状层。这种毯状层就是由壳状钙藻所产生的。它使得格架内的微环境与周围直接相连的海水隔开来。构成格架的大部分是死亡钙藻的残骸,而生物毯状层的生物化学活动能力则是来自活的藻丝体。

还有许多附属生物——苔藓虫、龙介、各种非钙藻——对活的生物毯状层的形成也起一定的作用,因此,它们也参与了对格架内微环境的隔离。另一方面,一系列钻孔生物——穿贝类海绵 (*clionid sponges*)、多毛纲蠕虫、双壳类——可以将通道掘进格架里,这样就在外边的海水和格架内部的孔隙空间之间打开了各种各样的通道(钻孔微生物,例如石内藻类、真菌,在形成通道体系中是不太重要的,相反,它们却构成了这种起隔离作用的毯状层的一部分)。这种生物毯状层的厚度只有几个毫米,而钻孔带的深度则有几个厘米。

值得指出的是,现代海洋中的胶结作用对活的生物钙质格架¹⁾显示出一种明显的选择性 (*conspicuous preference*)。十年以前,人们一般还都认为在现代海洋中并不发生浅海胶结作用。但自那时以来,在大量研究活的藻-珊瑚格架的基础上,看法上已经有了改变。但浅海海底砂的胶结作用和岩化作用与生物格架的胶结作用相比还是一种例外情况(参阅 Taft et al., 1968; Shinn, 1969)。

为什么海底胶结作用和活的生物钙质格架的联系是如此的紧密呢?非常明显,这种

* 原题“Carbonate Cementation in Recent Coralline Algal Constructions”。作者 T. Alexandersson。

1) 活的生物钙质格架,或活的钙质骨架 (*living calcareous frameworks*) 指的是藻类残骸堆积成的格架外面裹有一层活的藻丝体形成的毯状层,并不是说整个格架是“活”的。——译者注

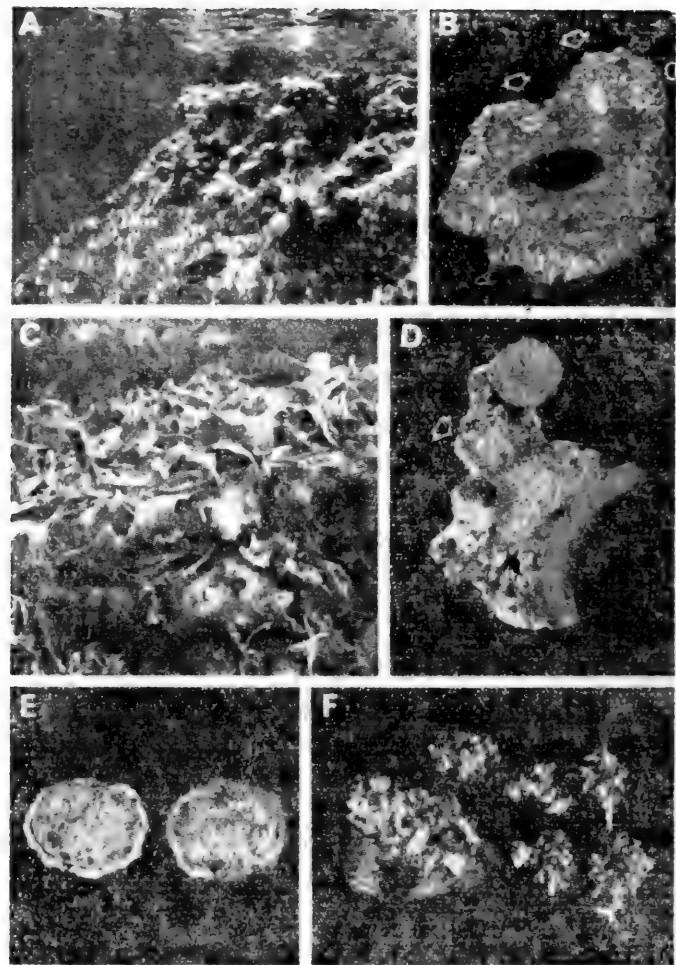


插图1 现代珊瑚藻构筑物

(A) 希腊罗得岛石叶藻条带的水下景观，垂直凹槽深约30厘米；(B) 罗得岛受到严重生物钻孔和胶结的藻壳块体。中间的椭圆形空洞是贻贝钻的孔，箭头指处是两个已胶结的空洞，其中还有留在原处的贝壳。块体宽8厘米；(C) 希腊卡尔帕托斯岛福根达(Vurgundha)的可能已沉积2000年之久的油罐，已被壳状藻类粘结成坚硬的格架。发现于岸外水深6米处；(D) 通过油罐颈部和把手的剖面，油罐外面具有胶结很紧的藻类格架，箭头指处是边缘的钻孔带，圆形把手的直径30毫米；(E) 采自地中海的切开的红藻石，斑点状的内部结构显示了几个世代的钻孔和充填，以及非常微小的藻类骨架，直径35毫米；(F) 采自北海斯卡格拉克的红藻石(藻团石)，结核中大部分是藻类残骸，其间只有少量胶结物，深9米，标本最大长度40毫米。

格架内部的微环境是有利于发生碳酸盐沉淀作用的，甚至在周围海水中碳酸盐接近饱和或不饱和的环境里也是如此(Alexandersson, 1974)。已经有人用两种相反的假说对上述情况进行了解释。为了强调和对照，可以称这两种假说为死格架模式和活格架模式。

死格架模式强调与格架中各种生物死亡后遗体的分解，亦即主要是细菌对含氮有机物质破坏的有关作用。与之相反，活格架模式则强调与生命活动和营造成格架生物的生长有关的作用，在这里，壳状珊瑚藻就成了这一大家感兴趣问题的焦点。

(显然,这两种模式之间的部分矛盾是人为的。实际上它们都与活的生物作用有关,其中细菌的活动并不亚于组成格架的其他生物群落的活动。然而,在科学文献中确实存在着人为的矛盾。毫无疑问,这两种模式反映了生物礁生长和早期成岩作用方面的两种根本不同的观点,而且在试图进行古生态再造时这种差别就变得特别明显。)

本文提供了一些支持活格架模式的论据,但对海相碳酸钙细菌沉淀作用的复杂性则未予讨论。有关微生物沉淀作用的观点请参看 Berner (1969), Pautard (1970), Di Salvo (1973)。

2. 壳状藻类残骸和藻类胶结物

(1) 藻类残骸

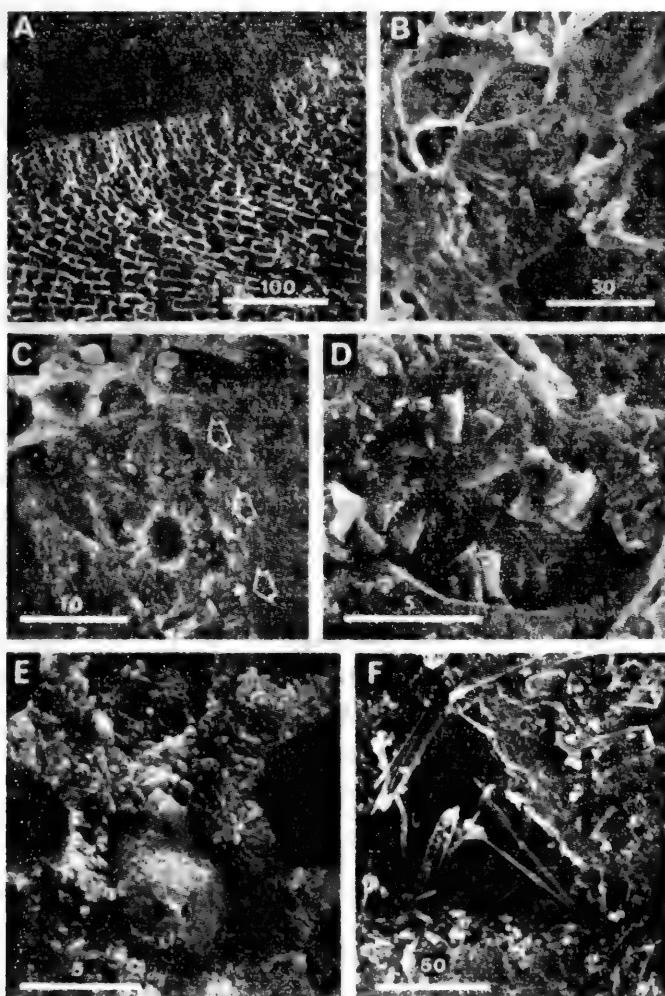


插图 2 藻类胶结物的扫描电镜显微照片

线条比例尺以微米为单位 (A) 通过有基层和围层的藻类残骸的垂直剖面; (B) 生殖窠的一部分,在空腔内有胶结物,其中的圆形个体是藻类残骸中普遍存在的不成熟的单细胞绿藻; (C) 位于较老的胶结良好的围层顶部的基层,箭头指处是三个胶结的围层空腔; (D) 营养细胞空腔中的镁方解石胶结物; (E) 残骸内的微晶簇,形成细胞空腔内部空间的精确铸型; (F) 残骸间空隙中的文石针胶结物,只隔几微米距离,藻类细胞空腔内就是镁方解石胶结物。

在壳状藻类残骸的横断面上可以看到大量互相连接的空腔，这是一些内径约 5 微米的小管紧密排列而成的体系(图 2)。这些空腔是营养细胞遗留下来的空穴，空穴间有厚 2—8 微米的双重壁 (double wall) 分隔。看来每个细胞都分泌各自的具有一定厚度的胞壁。每一个壁都由与其表面垂直的长 1—4 微米的文石针所组成。

(波恩古生物研究所的 Gerd Flajs 博士在埃尔兰根举行的藻类讨论会上提供的资料表明，壳状珊瑚藻具有比在单一断面上所看的更为复杂的胞壁构造，见 Flajs 1975 年的及即将发表的论文。)

残骸中的矿物是镁方解石，通常含 7—12% 摩尔的碳酸镁 (Chave, 1954; Moberly, 1970; Milliman et al., 1971)。Schmalz (1965) 发现在红藻门的角石藻 (*Goniolithon*) 营养细胞的空腔中有少量富镁相矿物(可能是水镁石)形成基质或充填物。

从形态上看，壳状珊瑚藻的组织可以分成三层：基层 (hypothallium)、围层 (perithallium) 和表层 (epithallium) (例如 Johnson, 1962)。由长条状细胞构成的基层是基底部分，这些细胞开始时是水平生长的，后来就向上弯曲(成为水平的壳)。围层由垂直的纤维状细胞组成，其方解石胞壁通常比基层细胞的胞壁厚(图 2)。表层细胞没有钙化，所以在残骸中没有留下铸型。在壳中，通常可以看到几个基层-围层的层，其厚度只有几毫米。

生殖细胞的空腔(即生殖窠)是一些直径为 200—300 微米的略扁的球状空间。它们常由内胞壁分隔成几个更小的空腔(图 2)。

(2) 胶结物

胶结物是产在结构空隙中的一种非残骸的结晶物质。它产生于：(1) 原生残骸内的孔隙中，例如营养细胞空腔及生殖窠；(2) 实际上所有各种次生孔隙中(不管这种孔隙是什么成因的)(图 2)。一般的次生孔隙有：残骸之间、残骸层之间及连续残骸纹层之间的席状孔隙，微观和宏观的孔洞以及混入的外来残骸和介壳(如苔藓虫、有孔虫及贻贝等)中的孔隙。

镁方解石是最主要的胶结物的多形体，首先形成于藻类残骸内部，一种形式是在 *Lithophyllum* 条带 (corniches) 和许多红藻石 (Rhodoliths) 内形成块状岩石的形态。在地中海，藻类构筑物的方解石胶结物中，呈固溶体状态的 $MgCO_3$ 约占 15% 摩尔 (Alexandersson, 1969)，非常有意思的是，同样岩相的镁方解石在这一地区的海滩岩中也是胶结物中的主要成分 (Alexandersson, 1972a)。

在珊瑚藻构筑物中，文石胶结物数量虽然不多，却始终可以找到。显然，在构筑物的格架中经常存在着有利于文石晶格生长的一些微环境。对于某个确定的地点来说，这种条件是随着时间的推移而变化的——胶结物的一般顺序是从镁方解石到文石——但从总体上看，这两种多形体在格架中是同时生长的。

对海相碳酸盐沉淀作用进行的野外观察表明，沉淀物的矿物学并不取决于海水的主要物理化学参数，例如盐度、温度、pH 值及离子比等。实际上，在每个过饱和的近岸环境中，作为粒内胶结物的文石和镁方解石是同时存在的 (Glover 和 Pray, 1971; Alexandersson, 1972b; Boyer, 1972)，这两种多形体在不同条件下以胶结物或海相鲕粒的形式互相叠覆 (Füchtbauer, 1969; Bricker, 1971; Milliman 和 Barreto, 1975; Marshall 和 Davies, 1975)。

镁方解石成为珊瑚藻构筑物中的主要胶结物的条件是很不相同的。海相胶结作用中生物成因的亚层和胶结物之间通常在矿物成分上的一致是一种规律而不是例外情况。看来很可能是，上述现象的控制因素在很大程度上大概是取决于有机物质。这些有机物质最初形成于生物矿化作用过程中，并且具有立体化学活性。它们在生物钙化作用时控制硬组织的矿物学特征和晶体结构的有机基质中是很活跃的（例如，Wilbur 和 Watabe, 1963），而其派生物还保留了一些控制多形体的形状和组构的能力，甚至在无机沉淀作用时也是如此（Suess 和 Fütterer, 1972）。

3. 壳状珊瑚藻和微环境控制

（1）结构（architecture）

从藻类格架的一般结构可以看出，藻类控制格架内部微环境的能力是很强的。除非穿过活的藻丝体毯状层，否则格架中的孔隙和周围的海水之间几乎没有联系的。只有经过那些其中已没有钻孔生物的孔才能发生直接联系，这些孔可以用肉眼看到。然而，在一个活的藻壳上，钻孔生物留下的空洞会迅速被侧向延展的藻层所覆盖，以致大多数空洞实际上也成了密封的内部环境的一部分。活藻壳的表面具有相当大的抵御和修复钻孔生物、草食鱼、帽贝和海胆所造成破坏的能力（Adey 和 Vassar, 1975）。

总之，只要在生物格架的表面有一薄层活的藻类，这个格架的内部就将保持一个与外界隔绝的、生物控制的微环境。在这种格架里，自由循环受到限制，与周围海水之间的大多数联系必须穿过活的藻类细胞构成的毯状层才能进行。

（2）胞外产物（extracellular production）

生物化学资料进一步支持了下列一些假设，即在一个生物控制的微环境中藻类的新陈代谢可能是一个主要因素。藻类产生大量形形色色的胞外产物——由健康细胞分泌的可溶性有机物质，这种物质与受伤或腐烂细胞析出的物质不同（Fogg, 1966；Sieburth 和 Jensen, 1968, 1969；等等）。据估计，红藻每年释放出溶解的有机物总量可以达到总产量的 38%（Khailov 和 Burlakova, 1969）。外部新陈代谢产物中的化合物其分子量很不相同，可从 200 到 5000 不等。显然，由于藻类胞外产物的三分之一以上对微环境控制的机制直接起到一定的作用，所以胞外产物在生态学上具有重大的意义（参照 Lucas, 1961）。

藻类胞外产物的析出提供了一种机制，这种机制看来会大大影响格架内部环境的化学条件。在液体受到抽吸而流经格架的那些地方，如在近滨湍流环境中，排出的新陈代谢产物可以流经大多数中空的通道进入海水。

很明显，藻类胞外产物的资料至多不过是一些有关胶结作用的辅助资料。然而，这些提供了一种生物环境控制机制的资料，在一般情况下都支持岩相方面的证据，这种机制正是由藻类形成的，并可预期会对环境产生巨大的影响。

4. 结论

格架营造者和胶结作用

礁和藻壳中营造成格架的生物对格架中充填孔隙的胶结物的形成是起直接作用的。这种理论和现代胶结生物礁的某些特征是相符的。例如：（1）在某些地区，生物格架周围的

沉积物中碳酸盐沉淀很少或甚至没有，但在格架内仍可发生大规模的胶结作用；(2)在格架内部，胶结作用形式很多而且普遍存在，甚至在缺少明显诱因时也能发生；(3)由于这种作用发生在细胞外，所以生物同位素分离可能受到限制；(4)活格架和抽吸机制是与海底胶结作用有最明显关系的局部因素。

然而必须强调，生物化学胶结作用也依赖于周围碳酸盐的饱和状态。在一些过饱和的海里(如地中海、加勒比海)，胶结物在格架中积聚的过程可以在形成格架的环境中一直延续下去。相反，在碳酸盐不饱和的地区(如北海的斯卡格拉克)藻类必须克服不利的化学环境，它们只能在局部格架内形成少量的胶结物，而在这些生物死亡之后，它们的残骸和胶结物都会受到溶解作用的破坏。

总之，生物格架的海底胶结作用，只有在有利于碳酸盐沉积的海洋环境里才能形成具有地质意义的构筑物。

[周明鉴 译]

参 考 文 献

- Adey, W.H.: A survey of red algal biology and ecology with reference to carbonate geology, and the role of reds in algal ridge and reef construction. In: Recent Advances in Carbonate Studies. Abstract Volume 6, St. Croix: West Indies Laboratory 1974, pp. 3-6.
- Adey, W.H., Vassar, J.M.: Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Phycologia* **14**, 55-69 (1975).
- Alexandersson, E.T.: Recent littoral and sublittoral high-Mg calcite lithification in the Mediterranean. *Sedimentology* **12**, 47-61 (1969).
- Alexandersson, E.T.: Mediterranean beachrock cementation: marine precipitation of Mg-calcite. In: The Mediterranean Sea: A Natural Sedimentation Laboratory. Stanley, D.J. (ed.). Stroudsburg, Penns.: Dowden, Hutchinson and Ross, 1972a, pp. 203-223.
- Alexandersson, E.T.: Intragrangular growth of marine aragonite and Mg-calcite: evidence of precipitation from supersaturated seawater. *J. Sed. Petrol.* **42**, 441-460 (1972b).
- Alexandersson, E.T.: Carbonate cementation in coralline algal nodules in the Skagerrak, North Sea: biochemical precipitation in undersaturated waters. *J. Sed. Petrol.* **44**, 7-26 (1974).
- Berner, R.A.: Chemical changes affecting dissolved calcium during the bacterial decomposition of fish and clams in seawater. *Marine Geol.* **7**, 253-274 (1969).
- Bosellini, A., Ginsburg, R.N.: Form and internal structure of Recent algal nodules (rhodolites) from Bermuda. *J. Geol.* **79**, 669-682 (1971).
- Boyer, B.W.: Grain accretion and related phenomena in unconsolidated surface sediments of the Florida reef tract. *J. Sed. Petrol.* **42**, 205-210 (1972).
- Bricker, O.P. (ed.): Carbonate Cements. Johns Hopkins University Studies in Geology, Vol. 19. Baltimore-London: The Johns Hopkins Press 1971.
- Chave, K.E.: Aspects of the biogeochemistry of magnesium. *J. Geol.* **62**, 266-283, 587-599 (1954).
- Dean, W.E., Eggleston, J.R.: Comparative anatomy of marine and freshwater algal reefs, Bermuda and central New York. *Geol. Soc. Am. Bull.* **86**, 665-676 (1975).
- Di Salvo, L.H.: Microbial ecology. In: Biology and Geology of Coral Reefs. Jones, O.A., Endean, R. (eds.), Vol. II. New York-London: Academic Press 1973, pp. 1-15.
- Flajs, G.: Submikroskopische Strukturen von Kalkalgen. In: Program and Abstracts. Intern. Symp. Fossil Algae. Flügel, E. (ed.). Erlangen: Institut für Paläontologie 1975, pp. 8-9.
- Fogg, G.E.: The extracellular products of algae. *Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev.* **4**, 195-212 (1966).
- Füchtbauer, H. (ed.): Lithification of Carbonate Sediments I. *Sedimentology* (Special Issue) **12**, 7-159 (1969).
- Ginsburg, R.N., Schroeder, J.H.: Growth and submarine fossilization of algal cup reefs, Bermuda. *Sedimentology* **20**, 575-614 (1973).
- Glover, E.D., Pray, L.C.: High-magnesian calcite and aragonite cementation within modern subtidal carbonate sediment grains. In: Carbonate Cements. Bricker, O.P. (ed.). Johns Hopkins Univ. Studies Geol., Vol. 19. Baltimore-London: The Johns Hopkins Press 1971, pp. 80-87.
- Johnson, J.H.: The algal genus *Lithothamnium* and its fossil representatives. *Colorado School of Mines Quart.* **57**, 1-111 (1962).
- Khaiilov, K.M., Burlakova, Z.P.: Release of dissolved organic matter by marine seaweeds and distribution of their total organic production to inshore communities. *Limnol. Oceanogr.* **14**, 521-527 (1969).
- Lucas, C.E.: On the significance of external metabolites in ecology. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **15**, 190-206 (1961).
- Marshall, J.F., Davies, P.J.: High-magnesian calcite ooids from the Great Barrier Reef. *J. Sed. Petrol.* **45**, 285-291 (1975).
- Milliman, J.D., Barreto, H.T.: Relict magnesian calcite oolite and subsidence of the Amazon shelf. *Sedimentology* **22**, 137-145 (1975).
- Milliman, J.D., Gastner, M., Müller, J.: Utilization of magnesium in coralline algae. *Geol. Soc. Am. Bull.* **82**, 573-580 (1971).
- Moberly, R., Jr.: Microprobe study of diagenesis in calcareous algae. *Sedimentology* **14**, 113-123 (1970).

- Pautard, F.G.E.: Calcification in unicellular organisms. In: *Biological Calcification*. Schraer, H. (ed.). Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1970, pp. 105–201.
- Pérès, J.M.: The Mediterranean benthos. *Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev.* **5**, 449–533 (1967).
- Schmalz, R.F.: Brucite in carbonate secreted by the red alga *Goniolithon* sp. *Science* **149**, 993–996 (1965).
- Shinn, E.A.: Submarine lithification of Holocene carbonate sediments in the Persian Gulf. *Sedimentology* **12**, 109–144 (1969).
- Sieburth, J. McN., Jensen, A.: Studies on algal substances in the sea I. Gelbstoff (humic material) in terrestrial and marine waters. *J. Exp. Marine Biol. Ecol.* **2**, 174–189 (1968).
- Sieburth, J. McN., Jensen, A.: Studies on algal substances in the sea II. The formation of Gelbstoff (humic material) by exudates of phaeophyta. *J. Exp. Marine Biol. Ecol.* **3**, 275–289 (1969).
- Suess, E., Fütterer, D.: Aragonite ooids: experimental precipitation from seawater in the presence of humic acid. *Sedimentology* **19**, 129–139 (1972).
- Taft, W.H., Arrington, F., Haimovitz, F., MacDonald, C., Woolhester, D.: Lithification of modern marine carbonate sediments at Yellow Bank, Bahamas. *Bull. Marine Sci.* **18**, 762–828 (1968).
- Wilbur, K.M., Watabe, N.: Experimental studies in calcification in molluscs and in the alga *Coccolithus huxleyi*. *New York Acad. Sci. Ann.* **109**, 82–112 (1963).

两种产生碳酸盐沉积物的藻类生态研究*

[英] D. 鲍森斯

1. 环境背景和岩相

本文插图1表示曼宁湾 (Mannin Bay) 的等深线图和位置。那里有一个水下峡谷伸进海湾中，逐渐变为一个离水面8米左右的斜坡，从而构成一个有岩石露头的水下台地。这里的海岸主要是岩石质的(达尔雷德准沉积物)，但也有一些碳酸盐滩和沙丘。在屏蔽的潟湖中发现了一段泥质海岸。海水是正常的，并有温度变化于 $5^{\circ}\text{--}15^{\circ}\text{C}$ 之间的季节性淡水补给。盐度随季节变化于 $33.5\text{‰--}35\text{‰}$ 之间 (Lees et al., 1969)。正常海的环境是潮汐海流给予混合的结果，然而，其水流强度并不足以搬运藻类碎片 (Buller, 1969; Gunatilaka, 1972; Bosence, 1976)。藻层形态的研究表明，水力营力主要是由波浪的振荡造成的。

正如西部埃尔 (Eire) 海岸的大多数滨岸和亚滨岸的情况那样，曼宁湾沉积物主要是碳酸盐类 (Keary, 1970; Lees et al., 1969)。根据碳酸盐颗粒的大小、成分以及矿物学特征，曼宁湾碳酸盐沉积物可划分成四种沉积相(插图1) (Buller, 1969; Gunati-

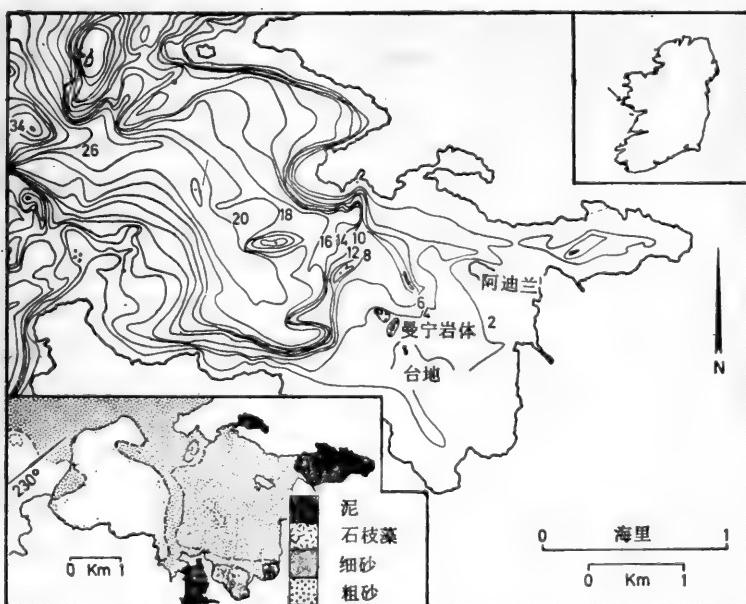


插图1 曼宁湾的位置、深度和岩相

(据 Buller, 1969)

* 原题“Ecological Studies on two Carbonate Sediment-Producing Algae”作者 D. Bosence.

laka, 1972; Bosence, 1976)。

沉积相的这种分布，大体上可用水力能量输入海湾来解释。潮汐风和风向表明，最小能量来自北 230° 左右的方向(插图 1)。这个地区大部分盛行这种风向，可用来说明粗砂沉积相。那里薄薄的保护层是细砂堆积，并且在屏蔽得很好的海湾头部就有泥的沉积(Buller, 1969)。石枝藻 (*Lithothamnium*, 或藻团粒) 沉积相是本文论述的主要内容，由于它基本上是一种原地沉积，而且其颗粒大小与原植体的大小以及其分解的相对速率有关，所以并不适合于这一模式。

2. 藻类

(1) 自由生活的珊瑚藻

Buller (1969) 的石枝藻相是由自由生活的珊瑚藻(属 Melobesiodeae 亚科) *L. coralliodes* 和 *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey et Mckibbin (1970) 组成的。

曼宁湾中所见藻类的繁殖方式主要是无性繁殖。原植体已为强劲的底流和藻团粒的生物改造作用所破坏。原植体的分枝具多轴构造，(纵向) 无限生长的藻丝形成这些分枝的中髓。这些轴向藻丝分枝向旁侧生长，而(横向) 有限生长的藻丝形成皮层，并使该分枝达到该藻类典型的分枝宽度。

大小不等的细胞生长层说明了周期性的生长。这些生长层覆盖住顶部，并沿某些方向下延至各个藻丝枝(见图版 I, 图 4)。生长层说明，其生长可以是一块块的，并偶见缺口和伤疤。

分枝可依两种不同的方式发生。双管藻式分枝是轴向藻丝分叉成两个呈面对称的相等的枝(图版 I, 图 4)。间生分枝则通过旁侧藻丝的复壮来实现。这一点是从原有的侧丝萌发出新的中柱来识别出来的(图版 I, 图 5)，新中柱是间生分枝复壮的产物。

活的藻团粒种覆盖了 100% 的海底，并且在从低潮到水深 16 米范围内的静水环境和暴露环境中都可生活(插图 2)。在那里，藻类生长繁茂，紧密交织的藻席构成原地的三维生长结构，堆积可高达 30 厘米，布满了一块上千平方米的面积，造成了生物滩(图版 I, 图 1、2)。这些生物滩可由一种藻组成，或者兼有好几种适应不同生境的(包括穿孔的、带薄壳的、底栖的、食草的动物沉积和浮游觅食生物，以及附生藻)藻类成分。

生物滩受到物理的和生物的侵蚀而局部破坏，形成卵石般大小的碎块(图版 I, 图 3)。它们可以在波痕槽里被波浪水流搬运到具有活珊瑚藻的对称波痕里，也可产在生物扰动的海底。

(2) 珊瑚藻的分布

插图 2 表示曼宁湾中活的藻团粒所占百分数。藻的分布不均匀，可看出三个密集点：一个是中滩北部；一个是东滩中部；还有一个小的位于南部海滩。(在海峡低潮位以下 8 米处或其上 1 米深处并未见到这样稠密的藻类生长) 这种分布，在下文探讨影响海湾的物理和化学参数时再说。

海湾水的盐度并不象正常海水那样有一个极限并且整个海湾在一定时间内保持不变(Gunatilaka, 1972)。食料的分布情况未作研究，但是盐度、钙、镁和 pH 值的分析说明，这是一个混合得很好的开放海环境，而且没有携带着大量食料补给的河流注入，与任

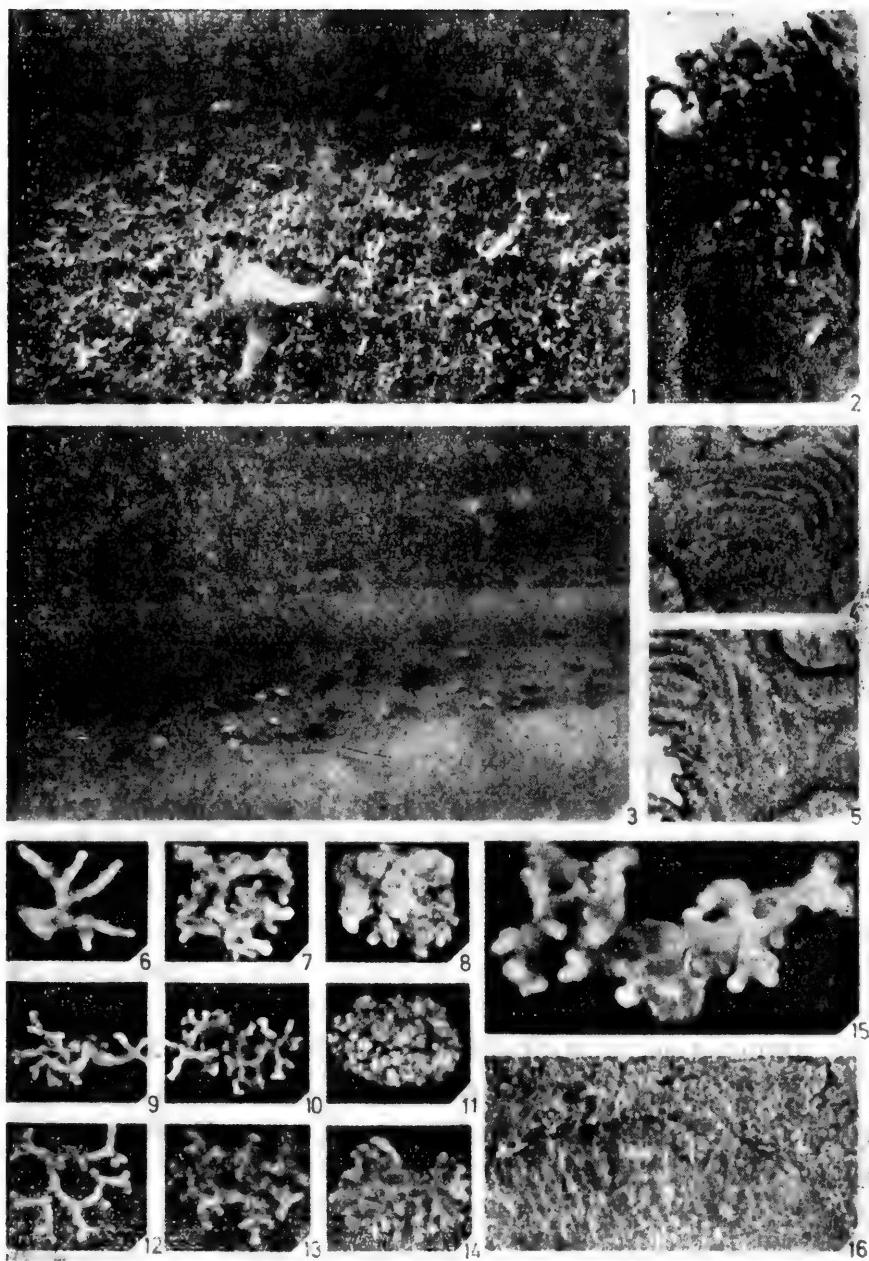


图 版 I

- 图 1. 带有 *Asterias rubens* 的 *P. calcareum* 藻滩表面。 $\times 1/4$
- 图 2. *L. corallioides* 藻滩的岩心。注意有泥质基质的叶状体和颗粒支撑的沉积物相互连结。 $\times 1$
- 图 3. 浪成波纹藻屑, 波槽中有死亡的未石化的贝壳。 $\times 1/40$
- 图 4. *L. corallioides* 的纵切面, 表示生长层和二歧分枝(醋酸揭片)。 $\times 20$
- 图 5. *L. corallioides* 的纵切面, 表示节间分枝(醋酸揭片)。 $\times 20$
- 图 6—8. *L. corallioides* 圆球形 II、III 和 IV。 $\times 2$
- 图 9—11. *L. corallioides* 椭圆形 II、III 和 IV。 $\times 1\frac{1}{2}$
- 图 12—14. *L. corallioides* 圆饼形 II、III 和 IV。 $\times 1\frac{1}{2}$
- 图 15. *L. corallioides* 伤口愈合。 $\times 4$
- 图 16. 通过 *L. corallioides* 保存的叶尖的纵剖面, 表示受伤的尖端通过新组织而生长(自两侧生出次生基层和固层)。(扫描电子显微镜) $\times 100$

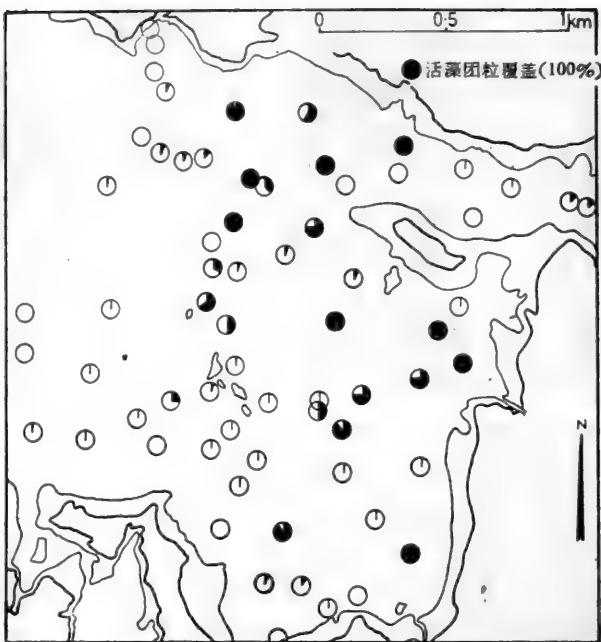


插图 2 曼宁湾中活的藻团粒百分数

何食源富集的地区都不一样。 O_2 和 CO_2 的价效反映在 Eh 上，并不象永远为正值那样有一个极限 (Gunatilaka, 1972)。在这种情况下，藻类的觅食者并不重要。尽管生物种类繁多，腹足类仅仅擦着表面粘液和藻屑而过，又没有棘皮动物繁育。在 *Laminaria* 带中，当它们被局限于海湾硬底质区域时，没有石枝藻与褐藻之间的种间竞争。然而，附生丝状藻盖着活的珊瑚藻，尤其是在静水条件下。此外，这种丝状藻捕获软泥，终将自由自在的珊瑚藻变得光滑而生成藻灰结核(核形石)。所以，其产出部位局限于海湾的屏蔽区域，那里有泥岩相。

Adey (1970)、Adey 和 Mckibbin (1970) 以及 Adey 和 Adey (1973) 已经阐明，光照和水温是北大西洋中决定珊瑚藻的地理分布最重要的因素。*P. calcareum* 和 *L. corallioides* 的分布范围都是从挪威到地中海。Adey 和 Mckibbin (1970) 所作实验与曼宁湾测量的对比表明，最适宜藻团粒种的生存和生长的光照温度条件是在水深 1—20 米的范围。在此范围以外，就没有见到活的藻团粒，而且这类藻是被看作局限于水深 20 米、光照 180 只烛光(夏季可低达 160 只烛光、再深 3 米)的条件下的。Adey 和 Mckibbin (1970) 曾指出，在这样的光照、温度条件下，藻类很少能生长。在藻类生活的极限深度 (16 米处)，有 30% 的表面光线能透射到海底 (Bosence, 1976)。

有没有波痕存在，是估算底流相对流速的指标(插图 3)。在藻屑亚相中发现过波痕，那里的波浪达到台地边缘并折向岛群和海底脊岭时收敛。在那里，波浪掠过台地或者伸进海湾，但都不足以形成波痕 (插图 3)。

插图 2 和插图 3 表示波痕的存在和定向，以及活藻团粒种的分布。在两个参数之间存在一种明显的负相关关系：82% 的测站具有 50% 以上活的藻团粒，那里没有波痕。说明动荡的底流与活的藻原植体之间存在一种相克的关系。潜水观察结果支持了这一论

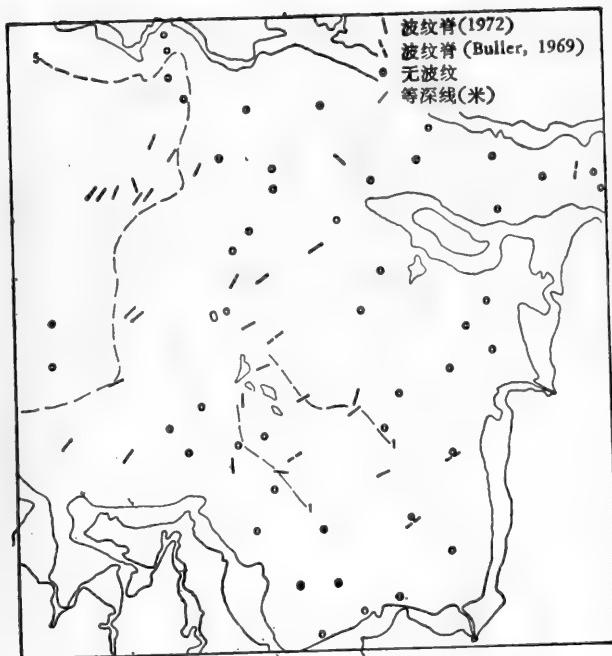


插图3 曼宁湾波痕的存在与定向

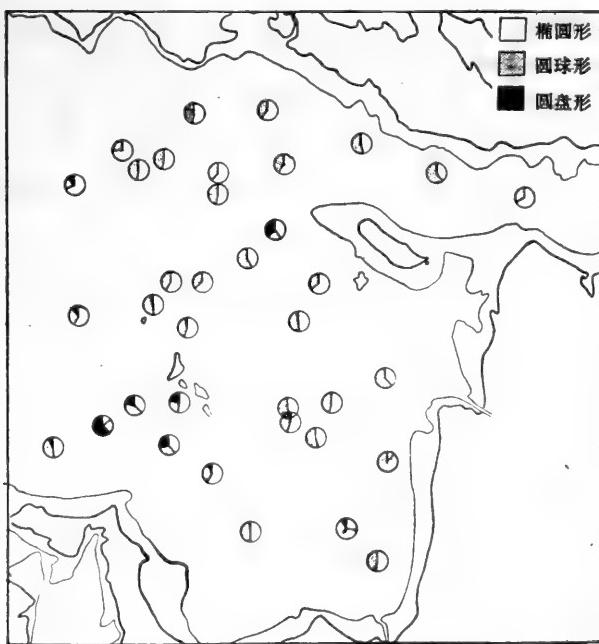


插图4 曼宁湾藻类形态级别分布图

点：当海藻滚落到海床上去时，生长中的尖端被擦伤了。

(3) 生长期的变异

两种藻团粒都显示出生长期形态的平行序列（图版I，图6—14）(Foslie, 1894; Cabioch, 1966; Bosence, 1976)。它们是一个连续变化着的形态序列。Cabioch (1966)

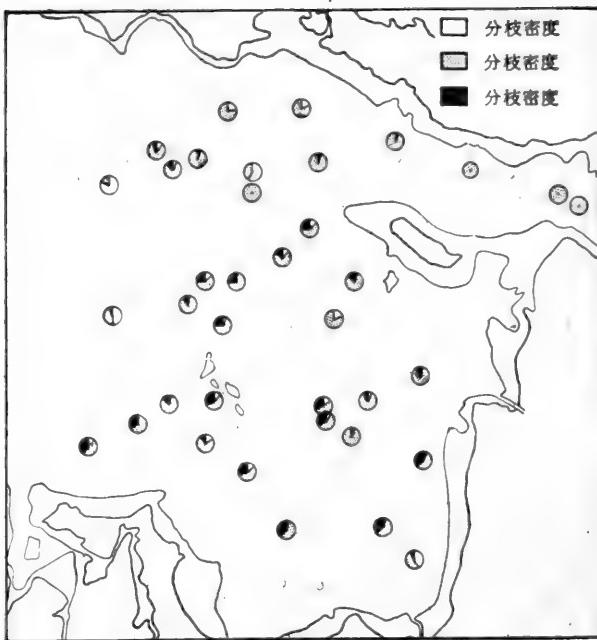


插图 5 曼宁湾藻类分枝密度级别分布图

以及 Bosellini 和 Ginsburg (1971) 根据藻类外形和分枝疏密程度的比较描述了自由生活的珊瑚藻变异系统, Bosence (1976) 据此提出一个分类方案——分成三类外形轮廓: 圆球形、椭圆形和圆饼形。在这些类型中可以看到四组不同的分枝密度级别: 第一只有一个单独的主枝; 第二有几个分枝; 第三很多分枝; 第四稠密坚实的原植体或红藻。

插图 4 和插图 5 表示 *L. coralliooides* 原植体外形和分枝疏密程度的分布情况。最普通的形状是圆球形的和椭圆形的, 但是此两者并没有明显的分布规律。然而, 圆饼形的生长形态在海湾南部却有集中的趋势。相对于台地上其余未经分选的粗粒藻砾底质来说, 这个区域的底质是一种经过适度分选的砂子(插图 1)。分枝密度等级的分布说明其与波成海流(如波痕的出现所示)方向关系紧密: 分枝密度级别 IV 的波痕多于 5% 的占测站数的 75%。这一点也经过观察而记录了下来, 在波痕槽里发现了稠密分枝的生长形态。

(4) *L. coralliooides* 原植体的水动力研究

由于分枝密度和光照以及海滩发育和光照之间存在一定的关系, 根据经验求出藻类原植体受水流搬运所需流速。为建立此模式, 既使用了真实标本, 又使用了塑料模型在波浪槽里作实验 (Bosence, 1976)。椭圆形的生长形态比圆球形的更容易搬运, 而圆饼形的生长形态则最为稳定。形状和大小相同的松散分枝要比紧密的分枝形态更稳定。

(5) 生长形态研究结果与讨论

1) 形态级别的分布 曼宁湾中圆饼形态的成因可解释为在适度分选的砂底质上生长的反映。原植体生活在砂上, 将由于向下长入砂中而受到保护。由于缺乏光线, 原植体就向上和旁侧生长。对于藻团粒, 这一点并不适用, 因为它不象原植体那样受到相邻的原植体支撑 (图版 I, 图 2)。圆球形和椭圆形的生长形态则看不出与任何区域性因素有

关，并且这些形态的发育必然要涉及其具体位置，如底质条件以及其终生近邻的情况等。外形还要受搬运碰碎的影响。

2) 分枝密度级别的分布 根据波浪槽实验研究，海湾中各种藻类形态的分布表明，松散分枝形态出现在静水环境，而密集分枝形态则见于活水中。最稳定的形态生活于静水，最不稳定的形态则生活于活水中。这一点可作如下说明：当原植体滚动时，可以观察到藻枝的顶尖被擦伤或破碎，进一步生长就局限在这些分生组织的端部。如果伤口不太长，顶尖就可通过旁侧未受损伤的细胞向顶部增长而得以修复（图版 I，图 15、16）。然而，如果继续擦伤，则生长枝由先前的休眠细胞进行补偿，以形成主枝中的一个节间分生组织。这个过程就导致分枝密度的增大，而且还导致一种较强的形态产生，因为分枝可以加进去，抵偿损耗，但也更容易加入藻丝丛。这与不同生长形态中出现的二歧分枝和节间分枝的相对比例关系有关；密集分枝形成了节间分枝，而松散分枝则形成了二歧分枝。密集分枝形态中节间分枝出现的频率说明，该密集形态（红藻）是海藻被波浪移动的一种反映。

[苏宗伟 译]

参 考 文 献

- Adey, W.H.: The effects of light and temperature on growth rates in boreal-subarctic crustose corallines. *J. Phycol.* **6**, 269–276 (1970).
- Adey, W.H., Adey, P.J.: Studies on the biosystematics and ecology of the epilithic crustose Corallinaceae of the British Isles. *Brit. Phycol. J.* **8**, 343–407 (1973).
- Adey, W.H., McKibbin, D.L.: Studies on the maerl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium coralloides* Crouan in Ria de Vigo. *Botan. mar.* **13**, 100–106 (1970).
- Bosellini, A., Ginsburg, R.N.: Form and internal structure of recent algal nodules (Rhodolites), Bermuda. *J. Geol.* **79**, 6, 669–682 (1971).
- Bosence, D.W.J.: Ecological studies on two unattached coralline algae, Connemara, Eire. *Palaeontology* **19** (1976) (in press).
- Buller, A.T.: Source and distribution of calcareous skeletal components in recent marine carbonate sediments, Mannin and Clifden Bays area, Connemara, Ireland. Unpubl. Ph. D. thesis, Reading Univ., 1969.
- Cabioch, J.: Contribution à l'étude morphologie anatomique et systématique de deux Melobesiées: *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et *Lithothamnium coralloides* Crouan. *Botan. mar.* **9**, 33–53 (1966).
- Foslie, M.: The Norwegian forms of *Lithothamnium*. D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrift. **2**, 1–203 (1894).
- Gunatilaka, H.A.: A survey of the geochemistry and diagenesis of the recent carbonate sediments from Connemara, western Eire. Unpubl. Ph. D. thesis, Reading Univ. 1972.
- Keary, R.: Coastal climate and the shelf bottom sediments, a comment. *Marine Geol.* **8**, 363–365 (1970).
- Lees, A., Buller, A.T., Scott, J.: Marine carbonate sedimentation processes Connemara Ireland. Univ. Reading Geol. Dept. Rep. **2** (1969)

红藻石的古地理意义——法国 和土耳其中新统的一些实例*

[法] F. 奥斯扎格-斯帕贝尔 A.-F. 普瓦格南特 A. 普瓦松

1. 前言

Bosselini 和 Ginsburg (1977) 给红藻石 (rhodolite) 这个术语下了这样的定义：它是由藻类结核组成的，这种藻类结核主要是由红藻 (珊瑚藻科) 形成的。这种结构在晚第三纪海相地层中很常见。我们试图主要用法国 (阿基坦和科西嘉) 和土耳其的一些实例来确定形成这种沉积物的环境条件。

2. 南阿基坦中新世的红藻石

Buge 等人 (1973) 描述过的那些沉积物表明，红藻石是包埋在灰色页岩中的，这些页岩属于海尔微阶 (中新世)。大多数红藻石呈球形，直径约 10 厘米，重量约 500 克。我们观察了一些洞穴和钻孔，可以辨认出下列几种珊瑚藻：

Archeolithothamnium intermedium Rainieri, 它并不是最常见的，但只要出现这个种，它就明显地占有统治地位。它的组织体是由一排排的细胞组成的。基层的尺寸相对较小 [(12—14) × 25 微米]。围层 [(12—15) × (12—15) 微米] 的细胞是矩形的。孢子囊夹在组织之间 [平均 (60—70) × (90—120) 微米]。细胞一般保存较差，但是还能够鉴定出它是 *A. intermedium* (以前在昔兰尼加报道过)。

Palaeothamnium archaeotypum Conti, 这是一种有许多小管的结壳藻，能成为一些红藻石的主要成分。可以观察到生殖细胞 [大小为 (100—120) × (500—700) 微米] 的各个发育阶段。基层厚度为 50—100 微米。围层细胞 (15 × 10 微米) 成行排列，偶而也呈线状排列。这种藻与维也纳盆地中新统中所看到的 *Palaeothamnium oligocenicum* Mastorilli 十分类似，看来二者是同物异名。

Lithothamnium pseudoramossissimum Poignant, 这种藻长成类似灌木的形状，常常构成结核的主要成分。它的大小和土耳其中新统中描述过的种稍有不同。基层厚达 60—80 微米，个别的可达 100—120 微米。细胞的大小一般约为 20 微米，但时常可以见到只有 8—10 微米大小的细胞。围层有清晰的分带性，每个带平均有六排细胞 [(8—10) × 5 微米]。在这里这种藻类通常具有的杂乱外观可以得到进一步证实。常常可以看到生殖窝，约为 200—250 微米高，700 微米宽，顶部有 6—8 个孔。

Lithophyllum microsporum Maslov, 较为罕见。基部的基层 (basal hypothal-

* 原题 “Paleogeographic Significance of Rhodolites: Some Examples from the Miocene of France and Turkey”。作者 F. Orszag-Sperber, A.-F. Poignant 和 A. Poisson。

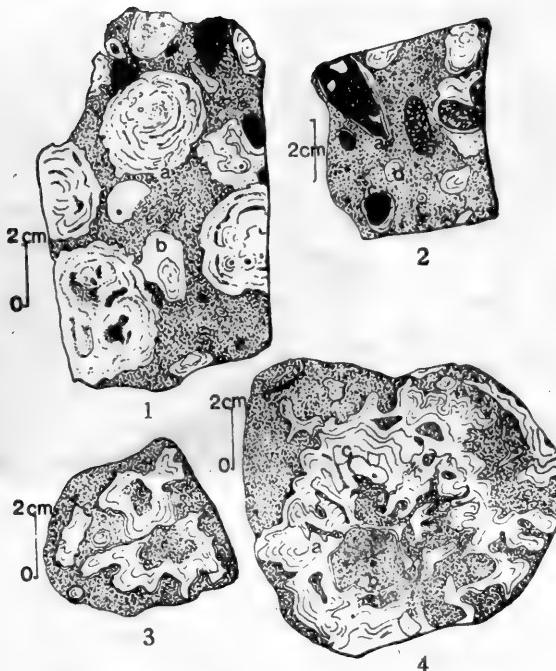


图 版 I

图 1. 珊瑚藻科砂屑灰岩的光片 (科西嘉, 圣弗洛朗)。钙藻形成了一个大的结核 (a), 这些结核的外面时常包有苔藓虫的外壳 (b)。然而, 底质层的砾石没有结壳, 而是直接包埋在钙质砂岩之中。

图 2. 一个砾岩的光片 (科西嘉, 圣弗洛朗)。底质层砾石的外面包有珊瑚藻的外壳。结壳不规则 (a), 它们和其它砾石 (b) 和 (c) 一起包埋在由石英、长石和各种生物碎屑组成的胶结物中, 这表明这些砾石在被搬运和包埋之前已在同一地点停留了很长一段时间。结核完全是由珊瑚藻组成的, 可以找到外形相当浑圆的结核 (d)。

图 3. 一个结核的光片 (东科西嘉平原)。这种类型的红藻石在生物礁地层中十分丰富。

图 4. 一个红藻石的光片。珊瑚藻 (a) 在一个珊瑚的碎片 (b) 外面形成了外壳, 还可看到少量苔藓虫的碎片 (c)。

lus) 尚未弄清。围层由呈线状排列的细胞 (10—14 微米) 组成。它的外形取决于隔壁的位置, 这些隔壁的高度是不同的。常可见到小而平坦的生殖窝 (80×30 微米)。

Lithophyllum albanense Lemoine, 也不多见。常常形成壳状。基部的基层收缩得很厉害, 围层非常不规则。生殖窝呈椭圆形 (350×150 微米), 并具有明显的黑色边界。这个种只以藻丝体形式出现。基层由同心圆状排列的细胞构成, 而围层则呈带状。它的细胞较小。生殖窝通常为 150—300 微米, 上面有许多孔。采自贝亚恩地区的这种结核外形和朗德省圣玛丽德高赛 (Sainte-Marie-de-Gosse) 地区卢梯阶 (Lutetian) 中的结核很相似, 但未找到同样的化石种属。我们特别注意到在中新世的结核中缺少 *Pseudolithothamnium*, *Solenomeris* 和 *Lithoporella* (Boulanger 和 Poignant, 1969)。

3. 土耳其中新统中的红藻石

卡拉巴耶-柯库特里 (Karabayir-Korkuteli) 组以两个迥然不同相的组合为特征:

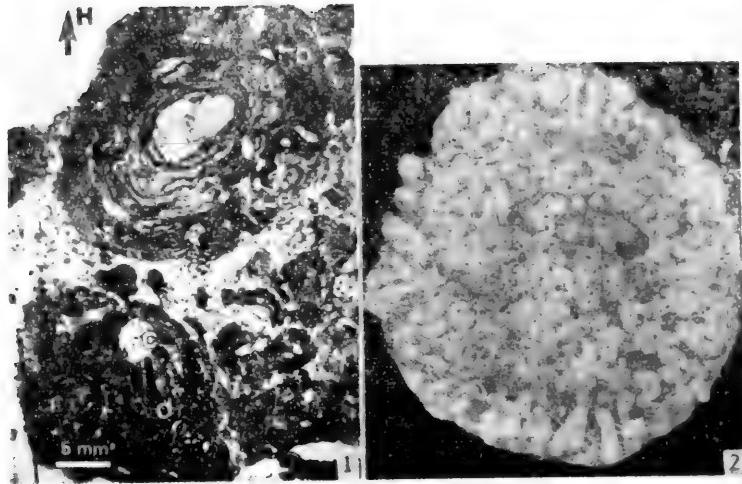


图 版 II

图 1. 含有红藻石的钙质砂岩薄片(科西嘉, 圣弗洛朗)。一个砾石外包有苔藓虫外壳(a), 但更多的是珊瑚藻(b) 在这个结核上还可以看到石细菌(Lithophage)所钻的孔穴(e), 其中有泥晶-亮晶的定向充填物。另一个孔穴(c)也已填满, 充填物和 *Lithothamnium* 的碎片相嵌, 后者外面也有藻类的结壳。

图 2. 土耳其卡拉巴耶(Karabayir)的红藻石(15 厘米)。这个结核的外形近球状。差不多完全是由柱状型的珊瑚藻组成的, 生长得很规则。未看到核心和任何裹进去的碎屑, 也未看到生物扰动(反映一个迅速的包埋过程)。

1) 粗粒灰岩, 含有富藻类的块状层(藻灰岩)和滨岸动物群; 2) 富含浮游微体生物群的泥晶灰岩和页岩。

和藻类共生的还有许多其它生物, 但很难鉴定出来。经常看到的只是一些颗粒大小相当均匀的磨圆碎片, 其中多数是底栖生物, 如藤壶、珊瑚, 还有有孔虫和来自阿启塔阶的鳞环虫(*Lepidocyclina*) 和盖虫(*Operculina*) 等。这一生物组合是离岸不太远的浅海环境所特有的。

卡拉巴耶组是贝达格拉利(Bay Daglari)西部石灰岩系中很典型的地层。它的岩相非常均一。藻结核的直径可达 15 厘米。红藻石可以呈放射状或二分支状, 也可以呈结壳柱状构造。这种结壳柱状构造是藻类以同心层的形式包裹在瓣鳃类或头足类等生物碎屑外面而形成的。所有的大结核都是由下列四种结壳藻类组成的: *Lithothamnium pseudoramossissimum* Poignant 最为丰富, 它和 *Pseudolithothamnium album* Pfender 紧紧地卷缠在一起, 经常和这两种藻类共生的还有 *Solenomeris douvillei* Pfender, 较为少见的有 *Lithoporella melobesiooides* [细胞: 50 × (16—18)微米]。苔藓虫经常占有十分重要的地位。巨大而成带状分布的圆柱状或树木状(高约三厘米的“树丛”)的结核和现代的 *Lithothamnium* var. *subspherica* Foslie 十分相似。

Lithothamnium pseudoramossissimum Poignant 有一个 60 微米厚的中央基层, 它是由几排长条状细胞(12—14 × 20—25 微米)组成的。最多可达 5—8 排。在这个带的下部, 细胞边界的轮廓很清晰。常常可以看到生殖窝(180—250 × 400—700 微米), 有时还很多, 其顶部常有 8—10 个孔。这种藻几乎总是和结壳的 *Solenomeris douvillei* Pfender 共生。这种圆柱状结核构造反映了一种相当安静的环境(见 Bosellini 和 Ginsburg, 1971)。

另外一些小的红藻石具有明显的纹层状外观，已经鉴定出下面几个种：

Lithophyllum capederi Lemoine 原植体发育，呈波状，主要由细胞排成规则行列的围层所组成。生殖窝呈非常明显的圆锥状构造，有共壁（Colwalls）的细胞明显地凸起。

Lithophyllum lacroixii Lemoine 出现在厚的壳中，有一个带状的围层。生殖窝很多，不太高，但是很大（150—450 微米）。

Lithophyllum microsporum Maslov 以比较厚而且均一的组织形态出现。细胞呈线状排列。生殖窝呈圆锥形（80—100×50—60 微米），轮廓模糊。

Lithothamnium cf. macrosporangium Mastrorilli 这个种和卡拉布里亚型（Calabrian form）的区别仅在于形体较小。较小的结核（约1厘米）是由 *Pseudolithothamnium album*（十分丰富）、*Dermatholithon* 和 *Lithoporella*（少量）组成。还发现了 *Archaeolithothamnium intermedium* 的碎片，这个种的围层有清晰的结构。

总之，可以说只有大型的柱状红藻石是由 *Lithothamnium pseudoramossissimum* 形成的。

4. 科西嘉（法国）中新世红藻石

我们所鉴定的红藻石采自两个盆地。从地层学的观点来看，这些盆地是一些生物碎屑地层在圣弗洛朗盆地（北科西嘉），这些生物碎屑地层位于波尔迪阶之上，而在东部平原盆地则位于兰格（Langhien）组和托尔顿组之间。尽管两者的沉积方式是不同的（这一点我们下面将谈到），但无论在生物种方面还是在不同成因的红藻石之间，都没有发现重要的区别。

Lithothamnium ramossissimum Gumbel (Conti) 成带状分布。找到的常常是不育的个体。这个种在澳大利亚、伊拉克和意大利的中新统中是为大家所熟知的。

Mesophyllum commune Lemoine 也很丰富。这一多形种常常保存得不好。它通常是不育的。这个种主要是根据其组织的一般形态鉴定出来的。

Mesophyllum koritzae Lemoine 最常见的形式是互相叠覆的藻壳碎片。在一般情况下生殖窝相当发育。这个种在阿尔巴尼亚、西班牙、阿尔及利亚和乌克兰的中新统中也很常见。

Lithophyllum duplex Maslov 较多，具有结壳的原植体，围层由排列成弯曲线状或扇状构造的细胞构成。

Orszag-Sperber 和 Poignant (1972) 描述过的生殖窝的特征外貌，又十分清楚地展现在我们面前了。事实上，大多数生殖窝都有一个下凹得很深的底，十分象一个管子¹⁾。在生殖窝腔内没有小孔，而代之以一种半球状的房室状空穴（lodge opening）。

Lithophyllum microsporum Maslov，可以根据较厚的原植体和大量的小型生殖窝而鉴别出来。

Lithophyllum johnsoni Ishijima 不常出现。看来在红藻石形成中不起任何作用。

Lithothamnium pseudoramossissimum Poignant 也鉴定出来了。弄清这个种的

1) 译者注：原文为“tuber”，似为“tube”之误。

地层意义是饶有兴味的。

Archaeolithothamnium intermedium 十分稀少。矩形的细胞排列成行。少数孢子囊的存在为证实鉴定结果提供了可能。

Palaeothamnium archaeotypum Conti 也很少见。而且只能找到它的碎片。在鉴定过的碎片中可以看到各个发育阶段的生殖窝。

Leptolithophyllum platicarpum (Maslov) Poignant 在科西嘉的结核中是最原始的种。Maslov 曾将在乌克兰及克里米亚托尔顿阶中发现的这一变种描述成为现存的石枝藻 *Lithothamnium*。它的基层很薄,是由线状排列的长形细胞 (12×20 微米) 组成的。围层有不规则的网格 (10×10 — 15 微米)。生殖窝很特征:非常平、瘦长、只有一个孔 (200 微米,但高度只有 40 微米)。所有这些观察结果都进一步证实 Maslov 所描述的这一变种事实上就是 *Leptolithophyllum*。这样,我们所描述的就是在乌克兰以外发现的第一个中新世的 *Leptolithophyllum*。

产在东部平原的红藻石较小,直径 2—5 厘米,个别的可达 10 厘米。珊瑚藻通常围绕



图 版 III

图 1. *Archaeolithothamnium intermedium*, 法国萨里斯德贝亚恩 (Salies-de-Béarn) ($\times 90$)。

图 2. *Lithophyllum microsporum*, 法国萨里斯德贝亚恩 ($\times 150$)。

图 3. *Palaeothamnium archaeotypum*, 科西嘉 ($\times 160$)。

图 4. *Leptolithophyllum platicarpum*, 科西嘉 ($\times 90$)。

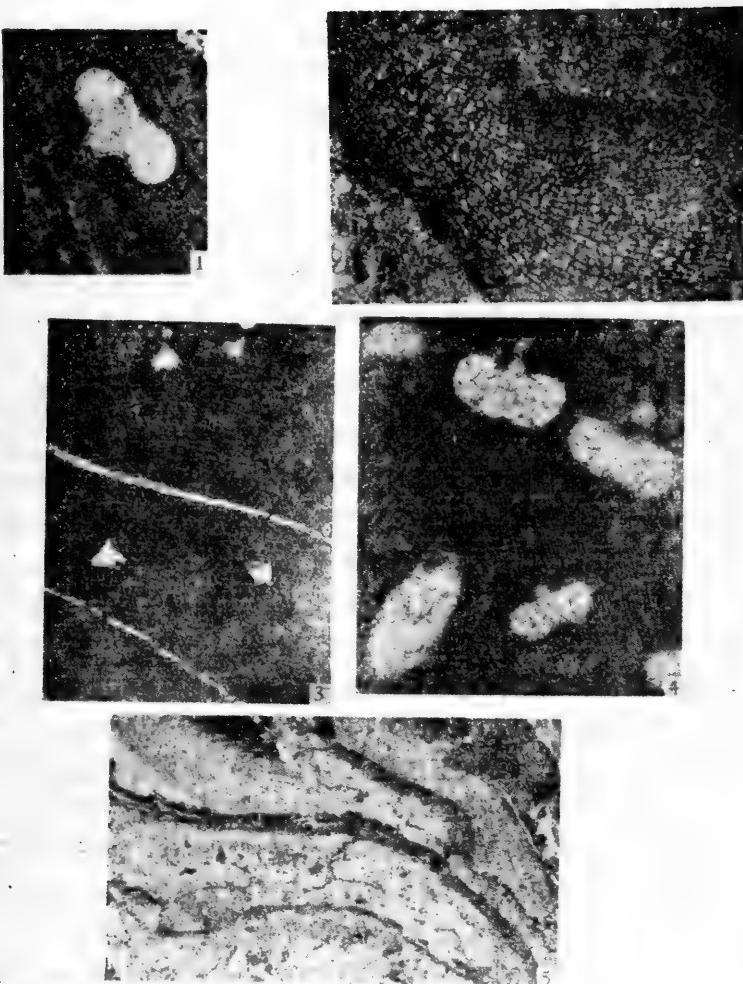


图 版 IV

- 图 1. *Lithophyllum albanense*, 法国萨里斯德贝亚恩 ($\times 90$)。
 图 2. *Lithothamnium pseudoramossissimum*, 法国萨里斯德贝亚恩 ($\times 150$)。
 图 3. *Lithophyllum microsporum*, 科西嘉 ($\times 90$)。
 图 4. *Lithophyllum duplex*, 科西嘉 ($\times 90$)。
 图 5. *Pseudolithothamnium album*, 科西嘉 ($\times 37$)。

一个珊瑚碎片生长，偶而也围绕底质中的花岗岩或片岩的砾石上生长。这些红藻石生长在砂质的水底上，并且参与了珊瑚岩礁的生长。

大多数红藻石是不对称的，这表明它们在形成过程中几乎没有转动。我们在一些洞穴的充填物中还发现了粪球粒，它也指示一种平静环境的沉积作用。

在圣弗洛朗盆地，我们没有发现与红藻石共生的礁。地层剖面中富含红藻石的层与几乎没有藻结核的层交替出现。这些层的单层厚度约 1.5—2.0 米，往往可以看到 2—3 次交替。含红藻石的层不呈透镜状，较规则的厚度及包裹红藻石胶结物的丰度使我们有可能识别出它们不是风暴沉积。

这种结核可以完全由珊瑚藻组成，也可以由珊瑚藻围绕一个核心生长而成。这个核心

通常是底质层中的砾石。对这一剖面的研究表明，这些结核是移动过的（图版 II，图 1）。

我们只看到非常少量的苔藓虫，虽然比东部平原还是稍多一些。这可能是由于环境不利所造成的，但大量生长的珊瑚藻可能对苔藓虫也起了排斥作用。

5. 讨论

红藻石的研究为我们提供了关于中新统不同沉积方式非常重要的资料。

从我们所研究的红藻石中能得出的第一个结论是：珊瑚藻主要有两种类型：柱状型（分叉的或不分叉的）和薄片型。这与 Bosselini 和 Ginsburg (1971) 的研究结果是一致的。

在我们所研究的地区，薄片型红藻石在砂质的水底上发生过翻转，在法国科西嘉东部平原和土耳其的沉积作用中都可以看到这种情况。但与之相反，柱状型看来是固定的和不规则的红藻石特征，如科西嘉斑礁的底质。单纯用红藻石作为深度标志看来只能得出一些不太可靠的结论，除非还采取一些其它方法。事实上，在 3—5 米深的浅水中，（例如在百慕大）也已经发现了红藻石。为了解释为什么在深度较大的地方也会有红藻石存在，Siesser (1972) 认为，在 100—200 米深处发现的这些藻结核可能是在浅水环境中形成的，然后海平面又升高了（冰川作用¹⁾。因此，这些结核原先所在的水深要比我们发现结核处的水深要浅得多。至于我们研究的这些红藻石，则完全可以肯定是在浅水中形成的，在沉积物中含有许多棘皮动物、牡蛎和有孔虫（如 *Heterostegina*），这意味着这一沉积带离海岸很近。显然，大家都知道红藻石经常是在气候寒冷的地区找到的（Jacquotte, 1962; Cabioch, 1966），但是我们研究的这些红藻石确实是在温暖地区生成的。在第一个地点，红藻石是与温暖地区动物群共生的；在第二个地点，在所有的沉积物中都有 *Archaeolithothamnium*（即使有时很少），这证明当时的温度是相当高的。科西嘉地区的生物礁地层是在红藻石上堆积起来的，这一情况也证实了这一假说。

对现代红藻石更详尽的研究必将弄清：它的单一性 (monospecificity) 是否就是它和古代红藻石的区别之一。把活的藻团粒 (Cabioch, 1970; Pinot, 1974) 和现代红藻石进行对比，以确定温度在它们发育过程中的影响也是很有意义的。

【周明鉴 译】

1) 译者注：指冰川消融作用。

参考文献

- Bosselini, A., Gihsburg, R.M.: Form and internal structure of recent algal nodules (Rhodolites) from Bermuda. *J. Geol.* **79**, 6, 669–682 (1971).
- Boulanger, D., Poignant, A.F.: Sur les nodules algaires du Lutétien supérieur de Sainte-Marie-de-Gosse (Landes). *C.R. Soc. Géol. Fr.* 109–110 (1969).
- Buge, E., Deboulle, A., Deloffre, R.: Gisement miocène à nodules algaires (Rhodolites) à l'Ouest de Salies-de-Béarn (Aquitaine Sud-Ouest). *Bull. Centre Rech. Pau, S.N.P.A.* **7**, 1, 1–51 (1973).
- Cabioch, J.: Le maërl des côtes de Bretagne et le problème de sa survie. *Penn ar Bed, Brest*, Vol. VII, no. 63, 421–429 (1970).
- Jacquotte, R.: Etude des fonds de maërl de Méditerranée. *Rec. Traux. Station Mar. Endoume* **26**, 141–235 (1962).
- Maslov, V.P.: Algues rouges fossiles d'U.R.S.S. et leur rapport avec les faciès. Trad. B.R.G.M., Paris (1962).
- Orszag-Sperber, F., Poignant, A.F.: Corallinacées du Miocène de la plaine orientale de Corse. *Rev. Micropaléontologie* **15**, 2, 115–124 (1972).
- Pinot, J.P.: Le précontinent breton entre Penmarc'h, Belle-Ile et l'escarpement continental. Lannion, Impram. 1974, 256 p.
- Poisson, A., Poignant, A.F.: La formation de Karabayir, base de la transgression miocène dans la région de Korkuteli (Département d'Antalya-Turquie). *Lithothamnium pseudoramossissimum*, nouvelle espèce d'algue rouge de la formation de Karabayir. *Bull. Min. Expl. Inst. Turkey* **82**, 67–72 (1974).
- Siesser, W.G.: Relier algal nodules (Rhodolites) from the South African continental shelf. *J. Geol.* **80**, 611–615 (1972).

日内瓦(瑞士)周围地区下白垩统的钙藻 ——生物地层和沉积环境*

[瑞士] M. A. 康拉德

1. 引言

本文是根据以下作者所收集的标本撰写成的: Mouty (1966), Steinhauser (1970), Steinhauser 和 Charollais (1971), Jaquet (1973, a. b) 和 Conrad (1969)。此外还研究了属于瑞士国家基金会 (Swiss National Foundation) 的薄片标本, 总共研究了 3000 多块标本。

2. 外远岸环境

这种远岸环境以喜光藻类和大的苔藓动物同时存在为特征 (Conrad, 1969)。插图 2 区分并概括出下列的亚环境。

(1) 浅水外台

分选性和滚圆度良好的粒屑灰岩, 通常含有混杂的、经过搬运的藻类、苔藓动物的化石组合 (*Alleres*, *Fontanil*, *Guiers* 和下 *Urgonian* 组)。相变: 具有珊瑚与海绵包壳的藻-苔藓虫生物层和(或)小生物礁。

(2) 软底质上的海草

粒泥灰岩和粒结岩, 具有结壳的藻类和结壳的苔藓动物化石组合, 其中以 *Lithocodium* 和 *Bacinella* 尤为突出。这个共生组合最上部是大的绒枝藻类, 它们有无数密集轮生的分枝。这些绒枝藻是: 贝里亚斯阶-凡蓝今阶的 *Griphoporella aff. piae* 和 *Pseudocymopolia pluricellata*, 巴雷姆阶下部的 *Acroporella? parva*, n. sp.。我们应记住同 *Lithocodium aggregatum* 一起描述的类型: *Pseudocymopolia aff. andymenea* (见 Praturlon, 1964, 172 页) 和 *Pseudocymopolia orientalis* (见 Elliott, 1970, 325 页)。在我们的材料里, 其它类型的绒枝藻很少, 这表明可能存在这样一种环境, 这种环境可促使不同的属种以各种形式发展, 但具有共同的形态特征。这个亚环境通常在较深水(环岸相)围绕的远岸地层上部和下部(上 *Chambotte* 组、*Alleves* 组和下 *Urgonian* 组)都有。

(3) 海滩上的海草

制造骨架的作用(?)强烈, 使绒枝藻以及大的结壳和(或)多枝苔藓虫大量分化和深度钙化, 盖在粒屑灰岩表面上。下部乌尔冈灰岩段, 具有 *Salpingoporella genevensis* (指示生物??)。

* 原题 "The Lower Cretaceous Calcareous Algae in the Area Surrounding Geneva (Switzerland). Biostratigraphy and Depositional Environments", 作者 M. A. Conrad。

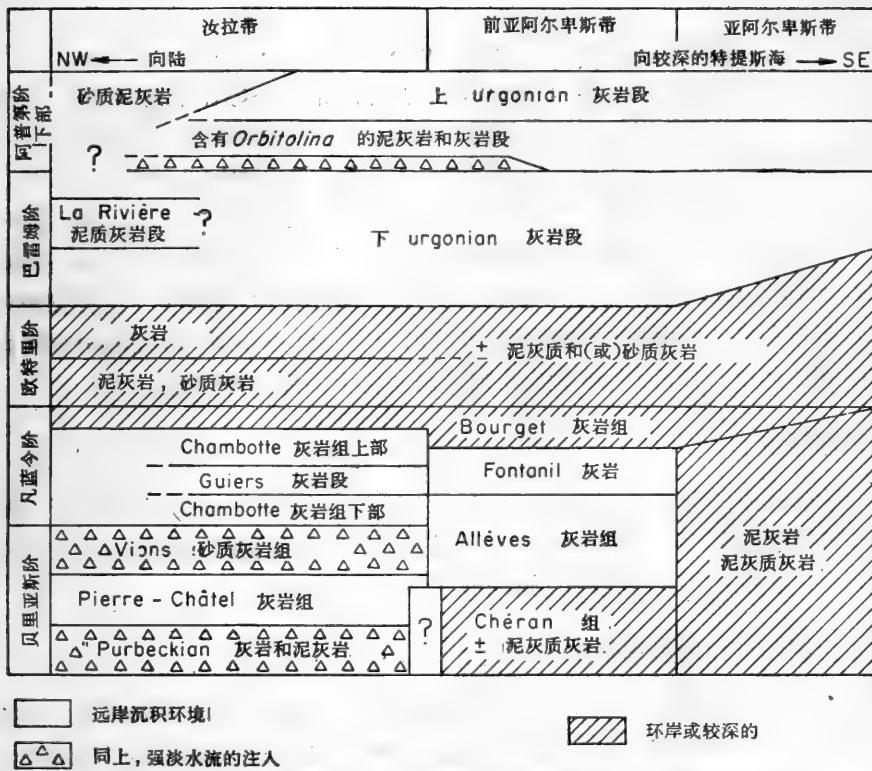


插图 1 日内瓦周围地区下白垩统主要岩性特征(未按比例)

(据 Steinhauser 和 Lombard, 1969; Charollais 和 Lombard, 1966; Conrad, 1969)

3. 中部远岸环境

由于缺乏象大的苔藓动物和海绵这样的以捕食浮游生物为生的生物,从而保护了海洋环境,某些亚环境可能与底质有关。 *Thaumatoporella* 是普通的指示藻类。在厚壳蛤类生物层里 *Bacinella* 发展迅速,绒枝藻难得大量繁殖。在“波倍克阶”、*Pierri-Châtel* 组、*Allèves* 组、*Chambolle* 组中远岸环境是很普遍的。

4. 内部远岸环境

由于半咸水或高盐度的影响,在内部远岸环境中发育了典型的藻类和(或)动物组合。这个化石组合在波倍克阶、*Pierri-Châtel* 组、*Vions* 组和 *Urgonian* 组中都有发现。限于篇幅,我们在此仅讨论 *Vions* 组中所产的绒枝藻。Jaquet (1973a, b)从 *Vions* 组每 30 厘米取一次样品,用数学分析方法进行研究。这批材料包括 7 条剖面的 770 个薄片。绒枝藻类是被划分成一个大类的。绒枝藻 *Macroporella embergeri* 在薄片下观察是单独存在的,由于钙质包裹的特殊构造,在薄片中容易识别。

下面所列是观察到的各种藻类出现的相对频率,用统计法独立计算出来的理论值也写在括号里: 1) 轮藻[营养体和(或)能育的部分]单独出现者占 6.4(9.8)%; 2) 绒枝藻类(不包括 *M. embergeri*) 单独出现者占 67.3(48.5)%; 3) *M. embergeri* 单独出现者占 14.5(16.8)%; 4) 轮藻和绒枝藻类一同出现者占 14(5.8)%; 5) 轮藻和 *M.*

embergeri 一同出现者占 6.8(1.0)%；6) 绒枝藻类和 *M. embergeri* 一同出现者占 3.6(15.4)%；7) 轮藻和绒枝藻以及 *M. embergeri* 一同出现者占 0(2.6)%。

在日内瓦大学地质系的 E. Davaud 的友好的帮助和协作下用 χ^2 检验法进行了数据检验,看看所观察的频率与理论值的差别如何。 χ^2 值表明零假设应该排除。仅在少数情况下,植物群的混杂才被保存下来,这意味着轮藻、*M. embergeri* 以及其它的绒枝藻在相互隔离的生活环境里发育。另外,野外观察的剖面上藻类的垂直分布情况表明,有绒枝藻类、*M. embergeri* 和轮藻的独立的相存在;后者与贝里亚斯期海退最高峰相符合。所以 *M. embergeri* 的生态小生境与轮藻的古环境相类似,受到淡水的强烈影响。与此相反,“含绒枝藻类的相”好象和缺乏腕足动物、一些有孔虫和 *Salpingoporella annulata* 所表明的高盐环境一样,而上述绒枝藻则普遍发现于中部远岸环境。

5. 环岸环境

在上欧特里阶的分枝苔藓虫上仅发现了很少的、可能是原地的、或许属于 *Girvanella* sp. 的微管壳层。另一方面,偶然有远岸来源的藻类生物碎屑被搬运到较深水的环岸沉积环境里。喜阴的钙藻在尼欧克姆期似乎很难得到发育。

6. 古生态和年代地层学研究

在插图 3 中列举的化石种是在下列远岸环境中发现的。内部远岸环境(低盐): *Macroporella embergeri* Bouroullee and Deloffre, 1968。中部远岸环境和(或)内部远岸环境: *Clypeina jurassica* Favre, 1927; *Clypeina? solkani* Conrad and Radoičić, 1972; *Heteroporella lemmensis* (Bermer), 1971, n. comb.; *Kopetdagaria?* spp. aff. *K. iailensis* Maslov, 1965; *Salpingoporella steinhauseri* Conrad et al., 1973; *Salpingoporella* aff. *muehlbergii* (Lorenz), 1902; *Triploporella?* *neocomiensis* Radoičić, 1963 (出现于短的地层间隔里;亦见 Radoičić, 1963, 144 页); *Likanella campanensis* Azema and Jaffrezo, 1972 (罕见); *Linoporella* aff. *L. kapelensis* Sokac and Nikler, 1973 (罕见); *Cayeuxia?* *anae* Dragastan, 1971 (地位未定)。中部和外远岸环境: *Salpingoporella annulata* Carozzi, 1954; *Likanella?* *danilovae* Radoičić, 1968; *Heteroporella?* *paucicalcarea* Conrad, 1970; *Lithophyl-lum?* *maslovi* Dragastan, 1971 (地位未定)。外远岸环境: *Grifoporella* sp. aff. *G. piae* Dragastan, 1971; *Pseudocymopolia pluricellata* Bakalova, 1973; *Acroporella?* *parva*, n. sp. (前面描述过并有图版说明,见 Conrad, 1970, 74 页,图版 XI); *Salpingoporella genevensis* (Conrad), 1969。远岸环境到处都有的: *Actinoporella podolica* (Alth), 1878; *Pseudoactinoporella fragilis* Conrad, 1970; *Salpingoporella muehlbergii* (Lorenz), 1902; *Salpingoporella melitae* Radoičić, 1965; *Vermiporella?* *tenuipora* Conrad, 1970 (地位未定)。

这些资料还不够充分。例如,早、中贝里亚斯期的外部远岸环境到目前还没有报 道。然而,看来绒枝藻类是喜光的藻类,对影响不同的远岸亚环境的其它因素尤其敏感。这就是它在大面积地层研究中应用的主要障碍。

从中贝里亚斯期起,植物区系发生了重要的更替,几种小的已知种产于凡蓝今期的中远

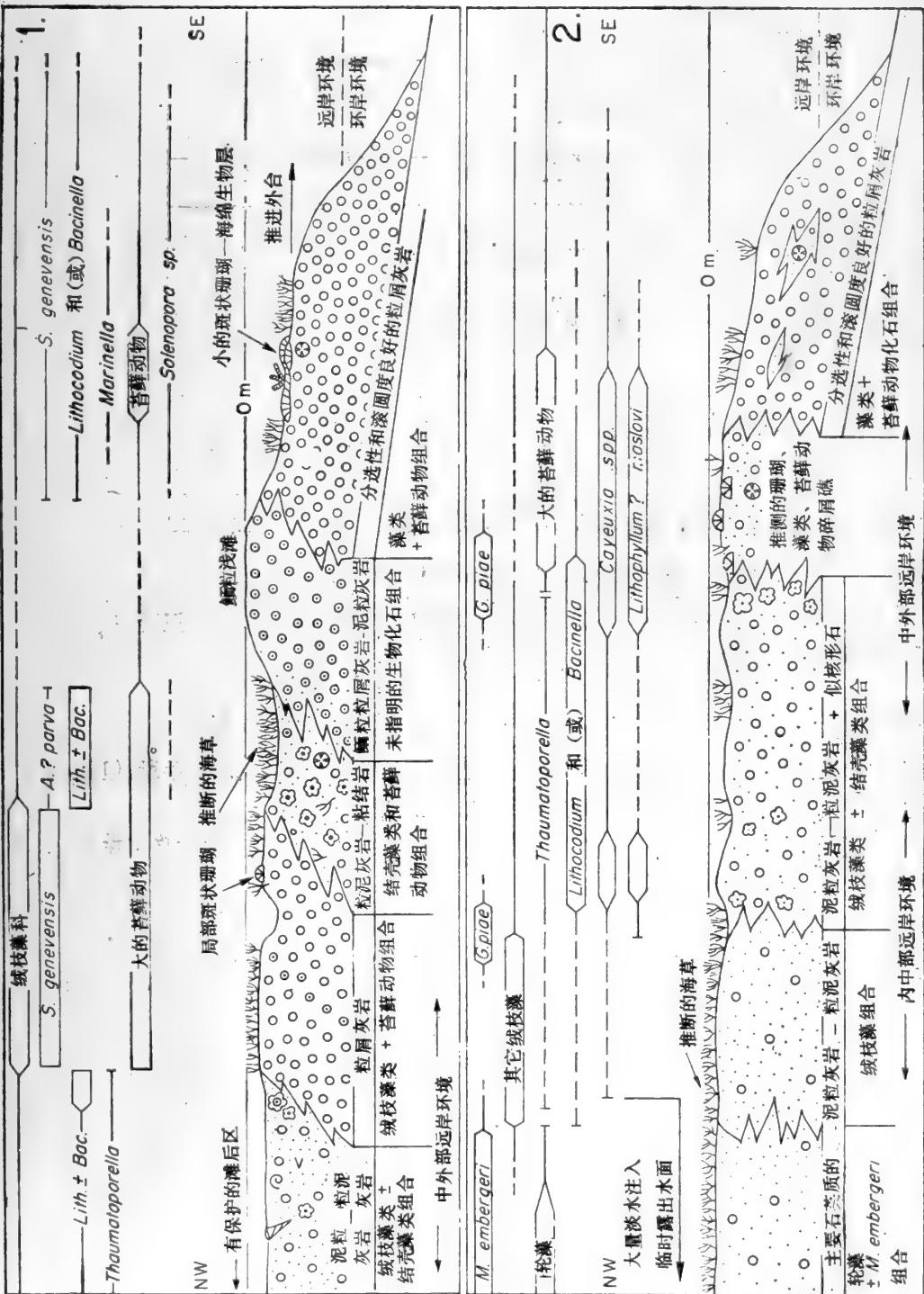


插图 2 主要的远源冲积环境
1. Tarreniau 间隔(下乌尔冈灰岩段); 2. 士贝里亚斯-下凡蓝今间隔 (Vions 组、下 Chambotte 组和 Alleves 灰岩组)。

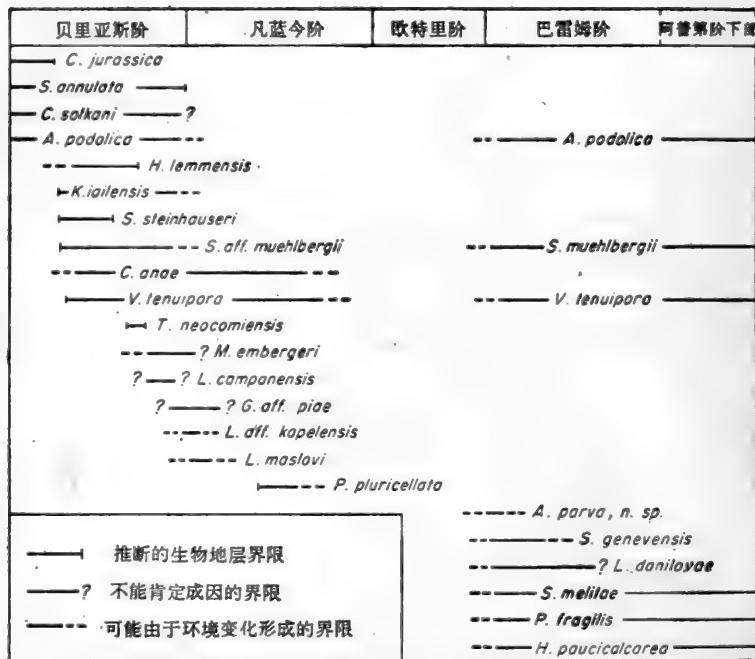


插图 3 绒枝藻和一些分类地位未定的藻类地层分布图(属名见正文)

岸环境,它在年代地层上一直是没有显著的特征。最后值得注意的是,欧特里阶完全是远岸环境的沉积,但没有藻类。

7. 结论

钙藻(包括绒枝藻)在古环境的详细研究中是非常有用而且相当灵敏的手段。但是,在使用他们研究地层时,不能不先考虑到它们特殊的生态特点。

[张汝政 译]

参 考 文 献

- Bernier, P.: Deux nouvelles algues dasycladacées du Jurassique supérieur du Jura méridional. *Geobios* 4/3, 173–184 (1971).
- Charollais, J., Lombard, A.: Stratigraphie comparée du Jura et des chaînes subalpines aux environs de Genève. *Arch. Sci. Genève* 19/1, 49–81 (1966).
- Conrad, M.A.: Les calcaires urgoniens dans la région entourant Genève. *Eclogae Geol. Helv.* 62/1, 1–79 (1969).
- Conrad, M.A.: Barremian and Lower Aptian Dasycladaceae in the area surrounding Geneva (Switzerland). *Geol. Rom.* 9, 63–100 (1970).
- Elliott, G.F.: *Pseudocymopolia*, a mesozoic tethyan alga (Family Dasycladaceae). *Palaeontology* 13/2, 323–326 (1970).
- Jaquet, J.-M.: Définition de microfacies par classification automatique et comparaison des descripteurs. *Arch. Sci. Genève* 26/2, 137–171 (1973a).
- Jaquet, J.-M.: Analyse statistique de la variation verticale des descripteurs dans la Formation de Vions (Berriasien supérieur, Jura méridional). *Arch. Sci. Genève* 26/3, 247–283 (1973b).
- Mouty, M.: Le Néocomien dans le Jura méridional. Thesis 1369. Damas Univ.. Syria (1966).
- Praturlon, A.: Calcareous algae from Jurassic-Cretaceous limestone of Central Apennines (Southern Latium-Abruzzi). *Geol. Rom.* 3, 171–203 (1964).
- Radoičić, R.: *Triploporella neocomiensis* spec. nov. des couches valanginiennes – hautes-rivières du Montenegro. *Vesnik* 31, ser. A (1963).
- Steinhauser, N.: Recherches stratigraphiques dans le Crétacé inférieur de la Savoie occidentale (France). Thesis 1506, Geneva: Médecine et Hygiène, 1970.
- Steinhauser, N., Charollais, J.: Observations nouvelles et réflexions sur la stratigraphie du "Valanginien" de la région neuchâteloise et ses rapports avec le Jura méridional. *Geobios* 4/1, 7–59 (1971).
- Steinhauser, N., Lombard, A.: Définition de nouvelles unités lithostratigraphiques dans le Crétacé inférieur du Jura méridional (France). *C.R. SPHN Genève*, NS 4/1, 100–113 (1969).

西西里岛西北部上三叠统帕诺米德碳酸盐台地的藻类与沉积环境和动物组合的关系*

[意] B. 阿巴蒂 K. 卡塔拉诺 B. 达
尔根尼奥 P. 迪斯特范诺 R. 里科博诺

1. 引言

在西西里岛西北部有大型三叠纪碳酸盐岩体出露。这些岩体显示了从陆架到海盆的几种岩相。近三年来所进行的岩相分析已把不同岩相区分开来，并绘制在岩相图上 (Abati 和 Catalano, 1974; Catalano 等, 1974a, b)。

藻类几乎在各个岩相中都有。有些地方它们构成大型藻类岩体，有的在原来生长的位置，有的呈胶结起来的碎屑物。本文概述了这些藻类类群与沉积环境的关系，并试图解释主要藻类类群的分布与最重要的沉积特征、动物化石组合的联系。

2. 区域地质背景

西西里岛西北部上三叠统碳酸盐岩形成巨大的逆掩断层推覆体；这些推覆体是西西里岛阿尔皮迪克 (Alpidic) 山系的一部分。古构造运动发生的时代是晚三叠世到早第三纪。晚第三纪期间的构造变形发生在外带，从而把碳酸盐岩体与其基底分割开来，并向南推移，形成一系列逆掩断层推覆体。在这些变动中，使得古地理单元内部的连贯性及其与邻接单元 [如帕诺米德 (Panormide) 碳酸盐台地和伊梅雷斯 (Imerese) 海盆] 的联系都遭到了破坏。

3. 岩相分析

运用沉积岩相的区域分布作为追索受逆断层切断的岩层侧向连续性的一种手段，以便进一步了解这些构造的区域地质意义。

在帕诺米德碳酸盐台地，自北向南可以追索到一些岩相一致的带(同相带) (插图 1)：(1) 潮坪带；(2) 礁后潟湖带；(3) 礁组合带；(4) 礁坡带(本文未加讨论)。这些同相带是用岩相或岩相组加以确定的。岩相带的延伸方向为北东东—南西西，出露长度约20公里。

(1) 礁后沉积物

礁后潟湖和潮汐相在垂直方向同样是有规律地交替出现，以三个主要岩相为特征：
岩相A：藻席白云质灰岩

* 原题 “Relationships of Algae with Depositional Environments and Faunal Assemblages of the Panormide Carbonate Platform, Upper Triassic, Northwestern Sicily”，作者 B. Abate, R. Catalano, B. D' Argenio, P. di Stefano 和 R. Riccobono.

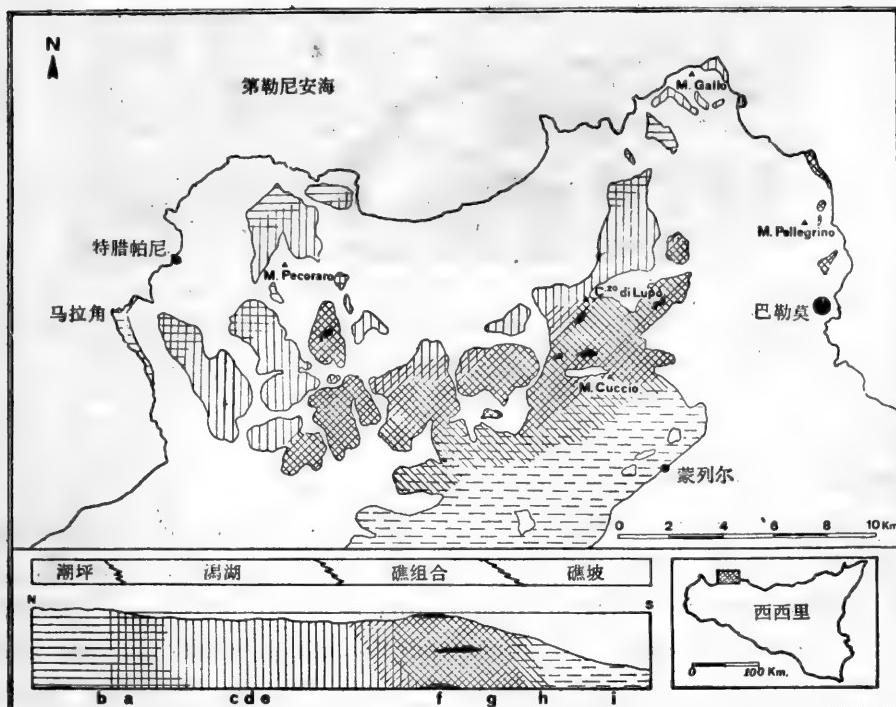


插图 1 巴勒莫山脉晚三叠世碳酸盐沉积物(帕诺米德碳酸盐台地)岩相图。

环境	岩相
潮坪	A) 藻席白云质灰岩
潮坪	B) 鸟眼状角砾岩
礁后潟湖	C) 含伟齿蛤类的白云质灰岩和钙质白云岩
礁组合	D) 珊瑚生物岩
	E) 藻类生物岩
	F) 白云岩化海海绵生物岩
	G) 白云质生物砾屑灰岩和生物砂屑灰岩
	H) 生物内碎屑白云砾屑岩
礁坡	I) 礁坡沉积物

沉积物由纹层状藻席(鸟眼状灰岩和叠层石)所组成, 具各种干裂构造, 属于潮上带(潮坪)(图版 I, 图 4 和 6)。含有动物化石: 有孔虫, 腹足类, 瓣鳃类, 小型菊石; 植物化石: 纹层状藻席, 核形石和 *Cayeuxia* 型的原植体。

岩相 B: 鸟眼状角砾岩

由于角砾岩的角砾较大, 有时拱起成圆丘状构造, 具有混杂结构和开放裂隙, 填以机械或(和)化学的沉积物。这些岩石是叠层状和鸟眼状沉积物在潜水和渗流的水文条件下经过一系列改造(包括干裂)产生出来的。这些圆丘构造和塌陷角砾岩(图版 I, 图 3)还受到钙结层作用的强烈改造。

未曾改造的和上覆已经改造的(即角砾岩化的)沉积物之间的界面呈波状, 形似侵蚀面。含有动物化石: 有孔虫, 海绵(稀少), 水螅 [*Heterastridium conglobatum* (Reuss)], 苔藓虫, 腹足类, 瓣鳃类(小型伟齿蛤类), 菊石; 植物化石: *Cayeuxia* 型的原植体和碎片, 藻席和管孔藻科 (*Solenoporaceae*) 碎片, 这些化石可能被风暴搬运到潮坪上。

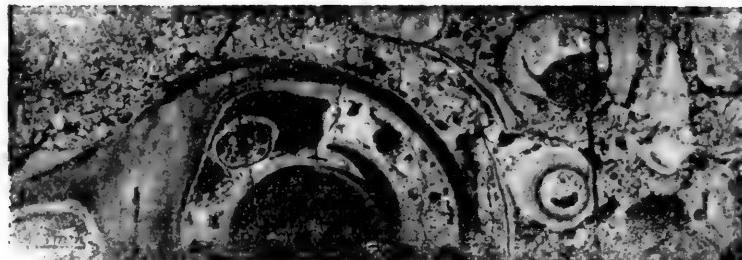


插图 2 鸟眼状角砾岩的薄片。生物碎屑砾屑岩和砂屑岩，具有填充的圆丘和塌陷角砾岩构造的孔隙。软体动物的外壳保存完整，并且有核形石，这说明是来自潟湖沉积物，以后被风暴搬运到露出水面的干裂潮坪上。内潟湖。巴勒莫山脉拉玛角 (Capo Rama)。

(插图 2)。

岩相 C：含伟齿蛤类的白云岩化的灰岩和钙质白云岩

白色到灰色白云砂屑岩和白云砾屑岩，生物钙粗屑岩以及生物钙细屑岩，以出现大量伟齿蛤动物群为特征。动物化石有：皮壳状有孔虫，造礁珊瑚，苔藓虫，腕足类，腹足类，瓣鳃类 (*Megalodon* sp., *Dicerocardium* sp.); 植物化石有：线枝藻科 (Dasycladaceae) [*Diplopora tubispora* Ott, *Heteroporella zankli* (Ott), *Diplopora* sp.], 蓝藻纲 (Cyanophyceae) (*Cayeuxia* sp.), 管孔藻科 (Solenoporaceae) (*Solenopora* sp., *Parachaetetes* sp.), 大型核形石，叠层石(稀少)及孢子(稀少)(插图 3, 4)。本区以潮坪环境为主所形成的这种岩相类型与礁后潟湖的岩相类型是迥然不同的。然而，由韵律层组成的岩层，代表了巴勒莫山脉礁后区内潟湖环境(图版 I, 图 1)。

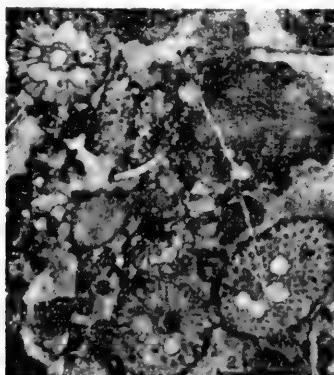


插图 3 藻类生物岩，藻类化石组合。*Heteroporella zankli* (各种切面) 和 *Cayeuxia* sp. 共生。外潟湖。巴勒莫山脉 Cozzo di Lupo。

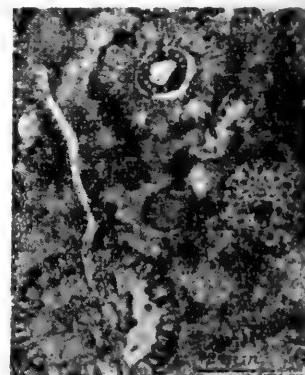


插图 4 藻类生物岩，藻类组合。*Diplopora* cf. *Diplopora tubispora*。外潟湖。巴勒莫山脉 Cozzo di Lupo。

外潟湖主要由岩相 C 的岩层组成 (同时还有岩相 D 和 E)，岩相 A 极少，而岩相 B 缺失。

这种环境(外潟湖)以低能和软底为特征，含有大型瓣腮类(伟齿蛤科和双角心蛤科)和板状块体珊瑚以及富含藻类的生物岩；这个潟湖由潮汐水道分成两部分，在潮汐水道区域聚生有叠层石藻席。

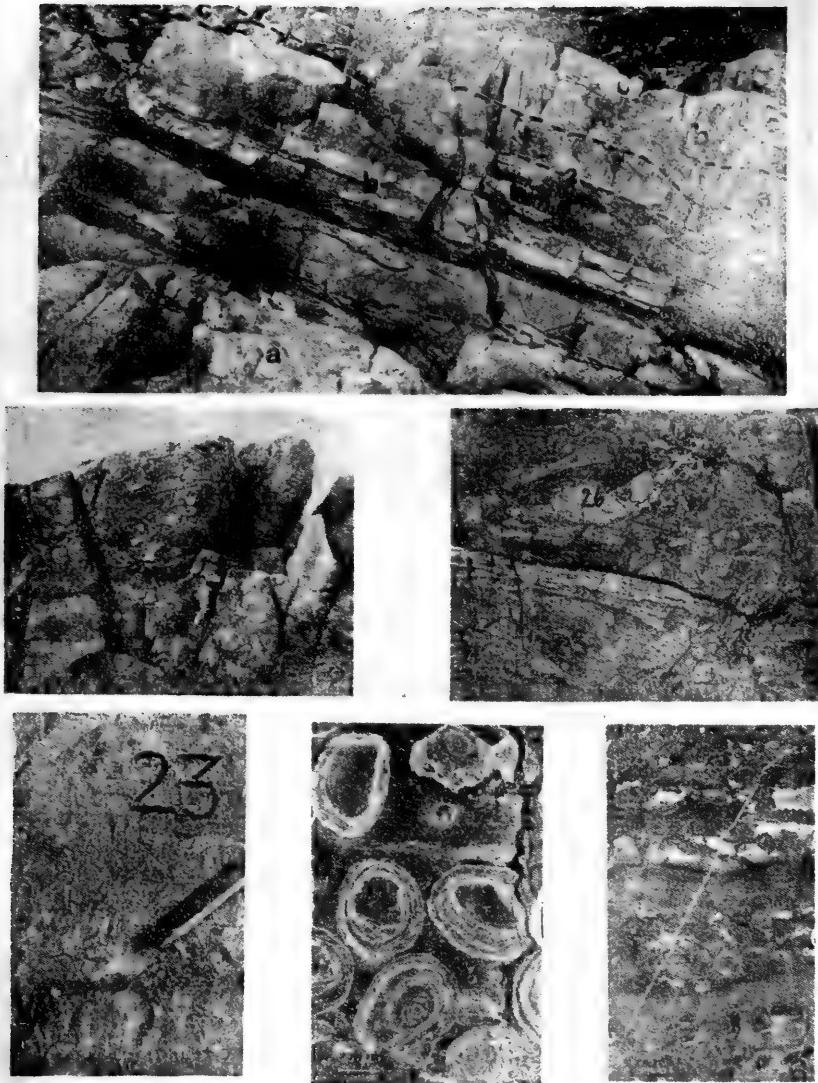


图 版 I

图 1. 内潟湖三种岩相的韵律层序。自下向上: a. 藻席白云质灰岩, 1: 变化面, b. 鸟眼状角砾岩, 2. 侵蚀面, c. 具伟齿蛤的白云岩化灰岩和钙质白云岩。左上, 圆丘构造。巴勒莫山脉拉玛角。

图 2. 具伟齿蛤的白云岩化灰岩和钙质白云岩。伟齿蛤上好象遍布了渗流豆石。内潟湖。巴勒莫山脉拉玛角。

图 3. 鸟眼状角砾岩。该图的上方表示两种构造, 下方为塌陷角砾岩。渗流成岩作用的影响非常普遍, 主要是在内部沉积物中形成角砾岩的基质。内潟湖。巴勒莫山脉拉玛角。

图 4. 藻席白云质灰岩。鸟眼状灰岩, 具排列成行的收缩孔和片状裂隙。厚约 40 厘米。内潟湖。巴勒莫山脉拉玛角。

图 5. 具伟齿蛤类的白云岩化灰岩和钙质白云岩, 渗流豆石。粉砂质同心纹层与微亮晶包被层交替出现。有时这些纹层消失在其周围的沉积物中。有些核包有一层颗粒。内潟湖。巴勒莫山脉拉玛角。×4 (负片印刷)。

图 6. 藻席白云质灰岩。早期胶结的生物碎屑砂屑岩, 以后又被藻席所覆盖。注意相反向递变的似球粒纹层和具干裂构造的鸟眼状灰岩。内潟湖。巴勒莫山脉拉玛角。×2。

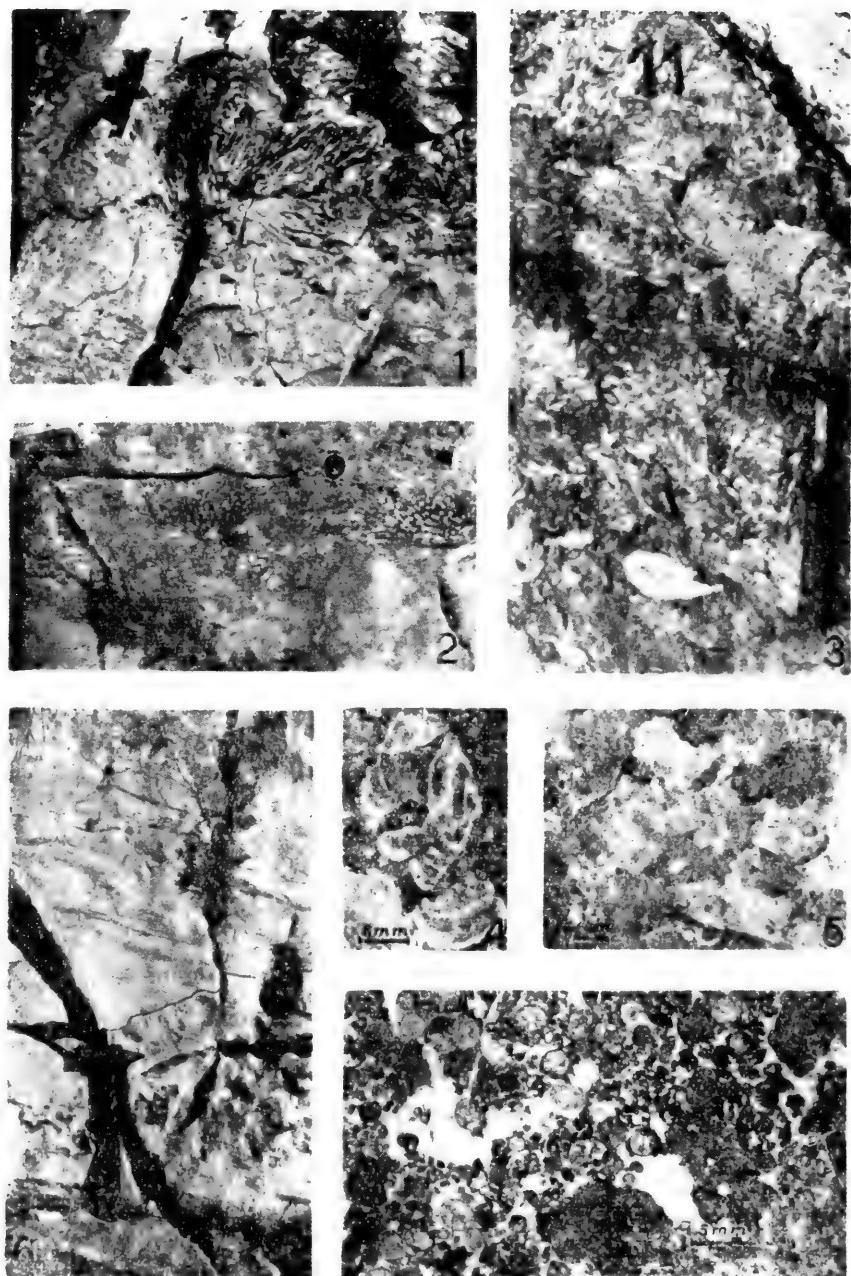


图 版 II

图 1. 珊瑚生物岩和伟齿蛤灰岩的细部图。珊瑚 (*Thecosmilia* 群) 的板状块体向下穿进伟齿蛤灰岩。外潟湖。巴勒莫山脉 *Cozzo di Lupo*。

图 2. 珊瑚生物岩——造礁型珊瑚 (*Thecosmilia* 群) 的板状块体。外潟湖。巴勒莫山脉, *Cozzo di Lupo*。

图 3. 代表外潟湖(沉积)的三个不同岩相层序。图的下部是含伟齿蛤的白云岩化灰岩, 其上为珊瑚生物岩, 最上部为藻类生物岩。外潟湖。巴勒莫山脉, *Cozzo di Lupo*。

图 4. 藻类生物岩、管孔藻细部图。外潟湖。巴勒莫山脉, *Cozzo di Lupo*。

图 5. 藻类生物岩, 管孔藻的板状块体。外潟湖。巴勒莫山脉, *Cozzo di Lupo*。 $\times 2.2$ 。

图 6. 藻类生物岩(上部)和珊瑚生物岩。藻类生物岩, 具有古喀斯特溶蚀裂隙和孔洞, 这些裂隙和孔洞已被纤维状方解石胶结物所充填。外潟湖。巴勒莫山脉, *Cozzo di Lupo*。

图 7. 藻类生物岩, 壳藻科和其它生物碎屑组分被方解石所胶结。外潟湖。巴勒莫山脉, *Cozzo di Lupo*

岩相 D：珊瑚生物岩

该岩相由石灰岩和白云质灰岩，以及板状造礁型珊瑚块体（大部属 *Thecosmilia* 群）组成，长达 20 米，高约 1 米（图版 II，图 1—3）。含有动物化石：结壳有孔虫，珊瑚（cf. *Thamnasteria* sp. 和 *Palaeastrea* sp.），小型腹足类；植物化石：伞藻科（*Diplopora* sp.），管孔藻科（*Solenopora* sp.）和极少量 *Cayeuxia* 型的藻屑。

岩相 E：藻类生物岩

该岩相以 *Solenopora* 和 *Cayeuxia* 藻类群体（原 20—70 厘米）为特征（图版 II，图 5,6）。

生物岩中的孔穴被由方解石胶结的伞藻和其它生物碎屑成分所充填（插图 5）。含有动物化石：有孔虫，腹足类，介形类；植物化石：伞藻科（*Heteroporella zankli* (Ott), *Diplopora* cf. *tubispora* Ott, *Diplopora* sp.），蓝藻纲（*Cayeuxia* 类型的种），管孔藻科（*Solenopora* sp., *Parachaetetes* sp.）（图版 III, 图 3—6）。

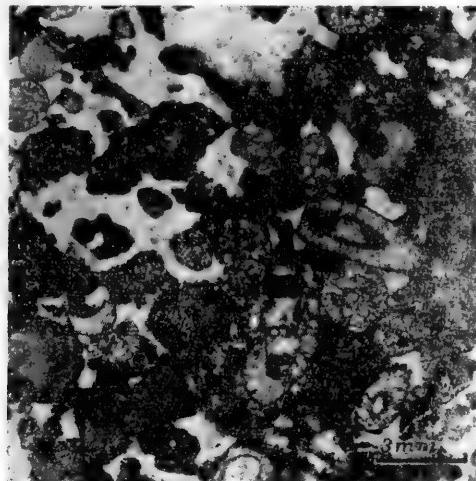


插图 5 藻类生物岩，藻类组合。 *Heteroporella zankli*, *Diplopora tubispora*, *Cayeuxia* sp. 共生，巴勒莫山脉，Cozzo di Lupo。

(2) 边缘沉积

潟湖边缘（礁组合）由礁（斑礁和礁内沉积物）或礁前沉积物（主要是来自生物岩剥蚀而形成的生物碎屑物质）交替组成。

在礁组合带内已分出的岩相如下：

岩相 F：白云石化海绵生物岩（斑礁）

由两种主要的岩石类型组成：含钙质海绵和生物泥晶砂屑岩的灰色生物岩和含细的内碎屑及生物碎屑的砾屑岩。

生物岩的骨架（多于 50%）由典型的造骨架生物如钙质海绵（*Colospongia* sp., *Petronidella* sp., *Molengraafia* sp., *Polytholosia* sp.）构成（图版 III, 图 1,2,4）。其它动物化石有：结壳有孔虫，水螅类，层孔虫类，珊瑚（*Thecosmilia* 型），腕足类，极少量的腹足类，棘皮动物碎屑，大量分类位置不明的种类（*Cheilosporites tirolensis*, *Microtubus communis*）；植物化石有：管孔藻科（*Solenopora* sp.），蓝藻纲（*Cayeuxia* sp.）

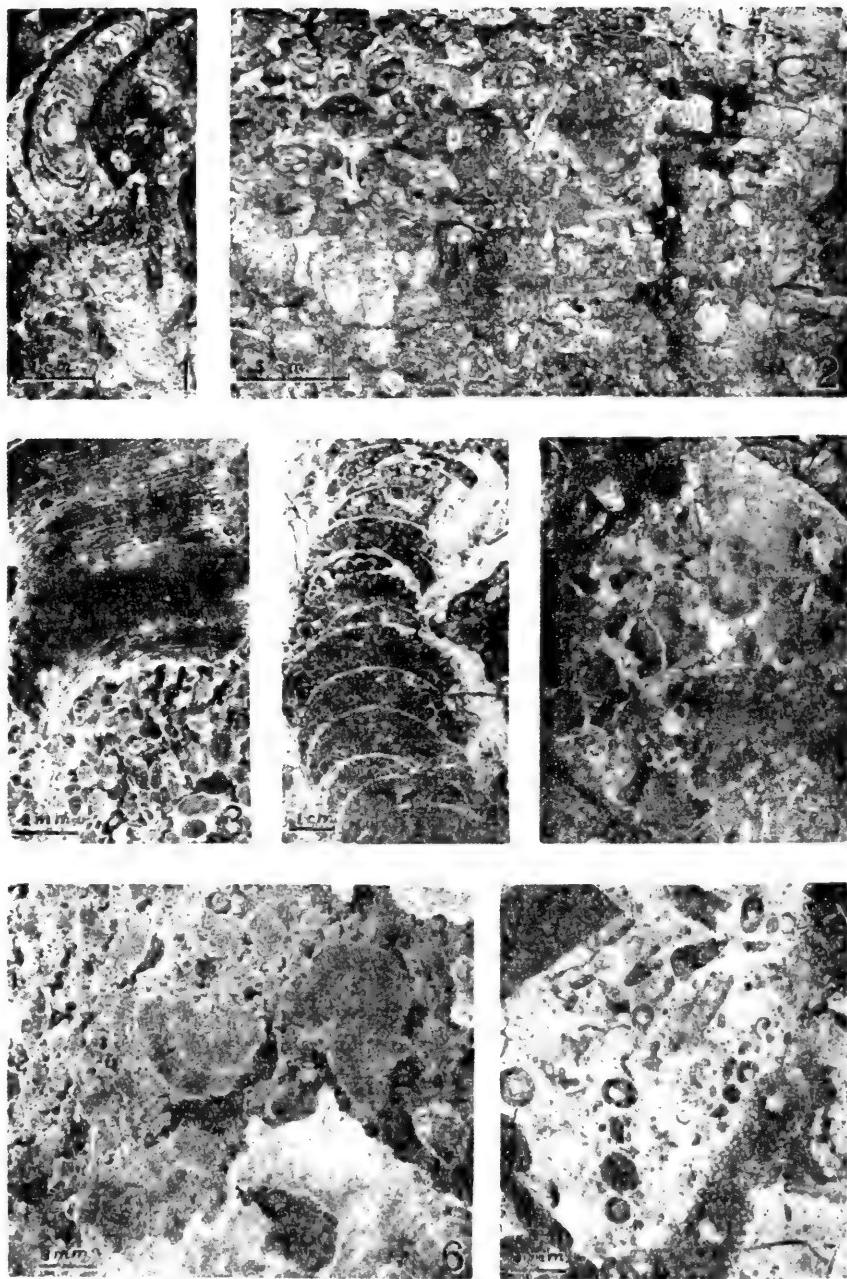


图 版 III

- 图 1. 白云岩化海海绵生物岩 (斑礁), 钙质海绵 (*Molengraafia* 群), 礁组合。巴勒莫山脉, Cozzo, di Lupo。
- 图 2. 白云岩化海海绵生物岩, 海绵和水螅虫化石组合。礁组合。巴勒莫山脉, Cozzo di Lupo。
- 图 3. 藻类生物岩, *Parachaetetes* 碎屑。外潟湖。巴勒莫山脉, Cozzo di Lupo (负片印刷)。
- 图 4. 白云岩化海海绵生物岩 (斑礁)。一个火型海绵的近观。礁组合。巴勒莫山脉, Cozzo di Lupo。
- 图 5. 白云岩化生物砾屑灰岩和生物砂屑灰岩。礁组合中的生物碎屑和岩石碎屑组分。巴勒莫山脉, Cozzo di Lupo。
- 图 6. 藻类生物岩, *Cayenxia* 型的原植体与管孔藻共生, 外潟湖。巴勒莫山脉, Cozzo di Lupo (负片印刷)。
- 图 7. 白云岩化生物砾屑灰岩和生物砂屑灰岩内沉积物中的藻类 (主要为绒枝藻科的分子)、海绵碎屑和其它生物碎屑颗粒。礁组合。巴勒莫山脉, Cozzo di Lupo (负片印刷)。

极少量伞藻科和非常丰富的核形石。

礁的开放孔洞被泥岩和细粒化石碎片(主要为生活在礁穴中的生物:腕足类,腹足类,棘皮动物)以及纤维状方解石胶结物所充填,是一种典型的海洋潜水的水文条件。

岩相 G: 白云岩化生物砾屑灰岩和生物砂屑灰岩

有可能分出下列岩石类型:含有不规则状内碎屑(生物泥晶砂屑)和细生物碎屑(钙质海绵)的钙质白云岩化砾屑岩,含次棱角状颗粒和大的生物碎屑的内碎屑泥晶砾屑岩和砂屑岩。该岩相被认为是典型的礁内沉积物(图版 III, 图 5)。含有动物化石:有孔虫,钙质海绵碎屑,层孔虫类,珊瑚,腕足类(*Rhynchonellina bilobata*, *Rhynchonella* sp., *Terebratula* sp.),小型菊石类,棘皮动物及其碎屑(*Cidaris* sp., *Pentacrinus* sp.)。植物化石:伞藻科(*Diplopora* sp.),管孔藻科(*Solenopora* sp.),蓝藻纲(*Cayeuxia*型碎屑)(图版 III, 图 7)。

早期成岩胶结物(反映了一种海洋潜水和大气潜水条件)指示一种迅速的岩化作用。

这些礁体在横向逐渐过渡为礁内沉积物。后者大致呈层状。

岩相 H: 生物内碎屑白云砾屑岩

该岩相的岩石特征是或多或少具有粗砾屑结构:(1)含有大量生物碎屑(海绵,结壳水螅虫,珊瑚和棘皮动物的大碎片,或多或少带有棱角)的生物泥晶砾屑岩。(2)暗灰色砾屑岩,主要由白云质泥晶质基胶结的礁和礁后沉积物较小碎屑组成,细小稀疏的原生孔隙局部被海洋潜水环境形成的纤维状胶结物充填。(3)粗砾屑灰岩,含有直径达 80 厘米的碎屑,粒间孔隙内填有较小的棱角状碎屑,由暗灰或黄灰色白云质泥晶和白云砂屑胶结物所胶结,岩石具有与前述沉积物相同的结构(颗粒和胶结物已白云石化,这种作用经常使单个颗粒的原始结构模糊不清以致消失)。一期同沉积断裂活动在陡坡下部特别明显(本文未予描述),有人提出这种断裂活动是一部分较大碎块形成的重要机制。含有动物化石:有孔虫,丰富的海绵碎屑,结壳水螅虫群体,层孔虫碎屑,珊瑚,小型腕足类,菊石类(*Orthoceras billiemensis*, *Rhacophyllites billiemensis*, *Orthoceras* sp.),小型瓣腮类和海百合碎屑;植物化石:核形石和 *Cayeuxia* 型的原植体碎片。

岩石的结构特征(特别是来自内带的较大碎块)具有泥晶,缺乏明显层理及其与礁相侧向关系,这表明该岩相形成于礁前环境。

4. 结论

在本文描述的各种岩相位于界限明显并可以制图的帕诺米德碳酸盐台地(西西里岛西北部),它们能够分别代表从潮坪到礁坡的不同沉积环境(图版 IV)。

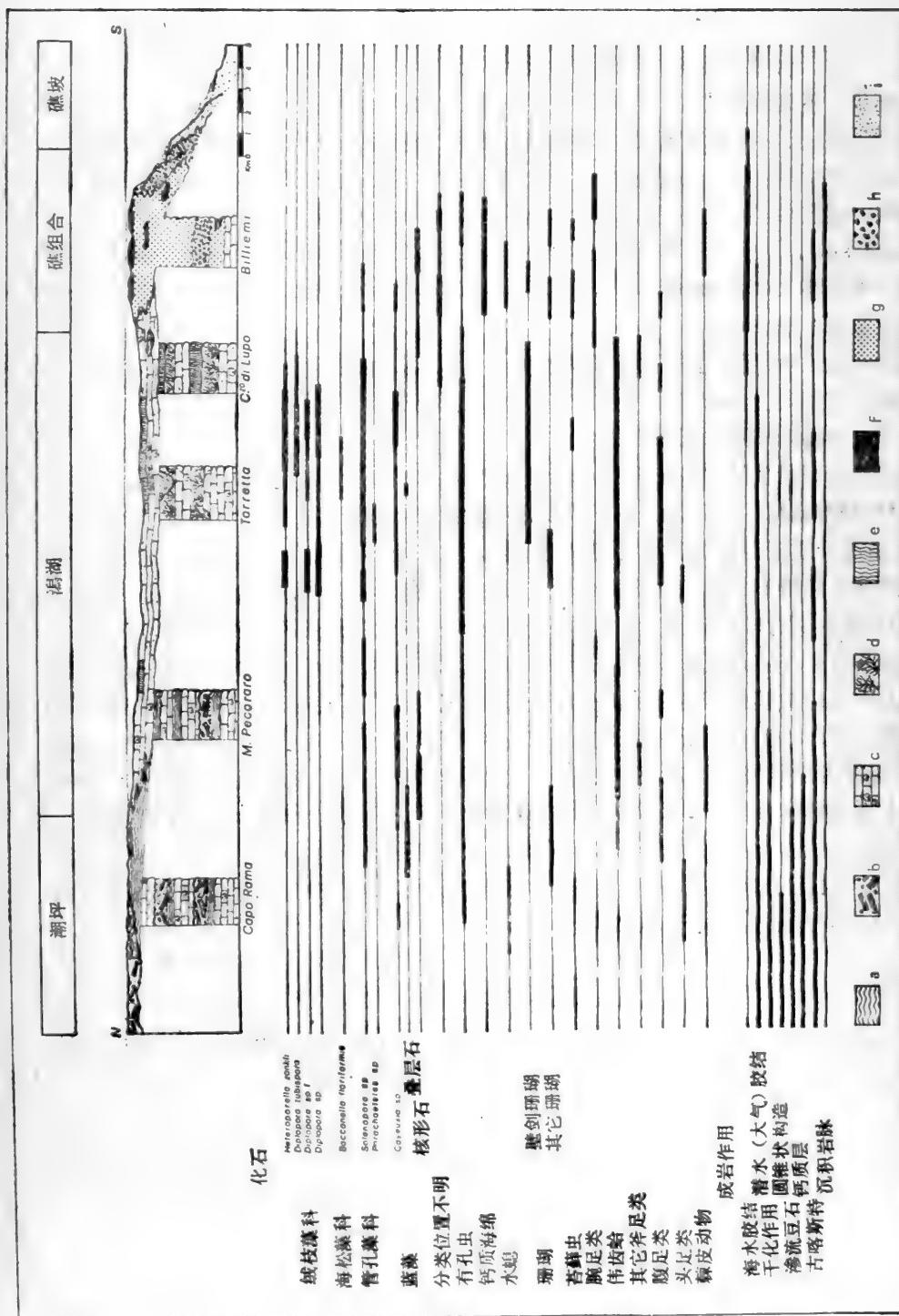
(1) 潮坪带

该带以大规模潮坪沉积物为特征,上部含有干化和改造特征的藻席。潮坪沉积物与潮下沉积物互层。构成潮坪沉积物主体的藻席是证明存在“本地”藻类活动的唯一证据。

其它藻类(*Solenopora* 和 *Cayeuxia*)被风暴吹散,并与其它一些非藻类化石碎屑一起出现于叠层石夹层里。

在具典型锥状结构的受干化和改造的潮坪中,有从附近潟湖带来的藻类碎屑(*Cayeuxia*, *Solenopora* 和藻席)。

(2) 礁后潟湖带



该带沉积物在这里出露最为广泛。它们所含的藻类化石表现出最高的多样性和丰富度。由沉积物分布及其粒度变化等所反映的潟湖地貌是不规则的，并存在被砾屑岩和粗砂屑岩充填的水道痕迹，这些岩石具有各种沉积构造（由流沙坝，交错纹理等）。

管孔藻生物岩很常见，厚约1米，横向延伸达几十米。这些生物岩也含 *Cayeuxia* 型的原植体和 *Diplopora*、*Heteroporella* 种群。

所观察到的绝大多数叠层石都具有干化结构。向潮坪方向，藻类-有孔虫质的核形石体积增大。较有意义的是 *Bacanella floriformis* 也在此出现。

(3) 礁组合带 *Reef Assemblage Zone* [谢洪源译]

该带沉积物中藻类很少。具细褶纹的核形石常与少量 *Diplopora* 和极少的管孔藻科分子共生。在帕诺米德碳酸盐台地晚三叠世沉积物中，所观察到的藻类多样性以礁后潟湖带为最高，潮坪带最低，礁组合带居中。相反，潮坪带的沉积物量最多（包括叠层石），向礁组合带方向沉积物量逐渐减少。

[谢洪源 译]

参 考 文 献

- Abate, B., Catalano, R.: Il margine della Piattaforma Carbonatica Panormide triassica nei monti di Palermo. Boll. Soc. Nat. Napoli 83, 1-16 (1974).
Bystricky, J.: Die obertriadischen Dasycladaceen der West-Karpaten. Geol. Sbornik 18, 285-309 (1968).
Catalano, R., D'Argenio, B., Lo Cicero, G.: Ciclotemi triassici di Capo Rama (Monti di Palermo). Geol. Romana 13, 125-149 (1974a).
Catalano, R., D'Argenio, B., Lo Cicero, G.: Ritmi deposizionali e processi diagenetici nella successione triassica di piattaforma carbonatic dei Monti di Palermo. Soc. Geol. Ital. 93 (1974b).
Fischer, A.G.: The lofer cyclothsems of the Alpine Triassic. Kansas Geol. Surv. Bull. 169, 107-149 (1964).
Flügel, E.: Kalkalgen aus Riffkomplexen der alpin-mediterranen Obertrias. Verh. Geol. 297-346 (1975).
Ott, E.: Dasycladaceen (Kalkalgen) aus der nordalpinen Obertrias. Mitt. Bayer. Staats-samml. Paläontol. Hist. Geol. 7, 205-226 (1967).
Zankl, H.: Der hohe Göll, Aufbau und Lebensbild eines Dachsteinkalk-Riffes in der Obertrias der nördlichen Kalkalpen. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 519, 1-123 (1969).

晚古生代底栖钙藻群落的环境模式*

[西德] E. 弗吕格尔

现代钙藻，看来只出现在特定的沉积相里 (Klement, 1966; Milliman, 本书)，因此对解释古沉积环境来说，钙藻是最为重要的。

根据南阿尔卑斯海相二叠纪地层的研究，发现了某些现代复现的藻类群落，这些群落是以占优势的一个或几个丰富的属或种为特征，产于不同地层时代的灰岩中。这些藻类化石群落在古地中海各地，不仅在阿尔卑斯地区能找到，而且在南斯拉夫、安纳托利亚(土耳其)、日本和北美也有发现。

本文目的在于：(1) 剖析一些常见并广泛分布的二叠纪藻类群落；(2) 阐明藻类群落的分布模式，使之用于晚古生代大陆架及其造礁环境的相分析。

1. 南阿尔卑斯二叠纪藻类群落

(1) 地层与古地理位置

本文中所用的藻类材料采自南阿尔卑斯早二叠世和晚二叠世地层中(见表 1)。这些含藻类化石的产地有：塞克斯屯多洛密特(插图 1, ①)，意大利与奥地利边界的卡尼克阿尔卑斯(插图 1, ② 至 ④)，卡拉万肯山脉(插图 1, ⑤)，斯洛文尼亚(插图 1, ⑥)和克罗地亚的维列比特山脉(插图 1, ⑦)。

据卡尼克阿尔卑斯及其佩里亚得利亚断裂线南面相邻地区二叠纪地层的古生物学、沉积学和地球化学的研究，揭示二叠纪时期的古地理演化 (Buggish et al., 1976; Flügel, 1975) 如下：

早二叠世沉积的特征是大陆架沉积和大陆架边缘沉积：

拉屯多尔夫组下假希瓦格瓣灰岩(表 1 的 UPK) 是在近海岸内陆架海区海进相和海退互相交替的旋回沉积物，已知底部为碎屑岩层和上覆主要为碳酸盐层的四个岩性旋回。此碳酸岩段由不规则的层状生物泥晶灰岩和块状灰岩组成，往往同各种假叶藻(如 *Ancicodium*, *Eugonophyllum*) 形成的生物沉积层相当。下部含有各种各样的无脊椎动物群落(小有孔虫，瓣类，珊瑚，腕足类)和多半是一些单一的藻类群落，说明是处在浅海和潮下的海洋环境中，该群的总厚度约 160 米。

格林兹兰群(表 1 内 GB) 是由厚达 130 米含有生物泥晶灰岩薄夹层的砂岩和粉砂质页岩组成，生物泥晶灰岩夹层含有瓣类，棘皮动物和各种藻类群(假叶藻，象 *Ramovsia* 的壳状藻，*Osagia* 型的似核状藻)。根据生物群、沉积构造和粒度分析结果，说明格林兹兰层是在近岸潮间至潮下条件的高能环境中沉积的。

与下假希瓦格瓣灰岩和格林兹兰层大不相同，上假希瓦格瓣灰岩(表 1 中的 OPK)

* 原题 “Environmental Models for Upper Paleozoic Benthic Calcareous Algal Communities”，作者 E. Flügel。

表 1 南阿尔卑斯二叠纪地层划分

		尼阿卑斯山 区	南斯拉夫	卡尼克阿尔卑斯山区				南斯拉夫
				塞克斯屯多洛密特	福尼阿沃特里	纳斯费尔德	塔尔维斯	
上二叠统	鞑靼阶	贝尔鲁芬阶	维列比特组	贝 尔 鲁 芬 组				
	穆尔加布阶			*	*	*	*	*
中二叠统	空谷尔阶	格罗登阶	格罗登砾岩*	塔尔维斯角砾岩*	塔尔维斯角砾岩*	塔尔维斯角砾岩*	塔尔维斯角砾岩*	维列比特组
阿尔丁斯克阶	萨卡马尔阶	科斯纳组	特罗科费尔灰岩*	特罗科费尔灰岩*	特罗科费尔灰岩*	格高灰岩*	特罗科费尔灰岩*	科斯纳组
下二叠统	阿塞莱阶	拉屯多尔夫阶	石英斑岩	拉屯多尔夫组	OPK*	拉屯多尔夫组	OPK*	拉屯多尔夫组
					GE*	UPK*	GB*	UPK*

表内标星号者为含藻类化石层；UPK：下假希瓦格燧灰岩；GB：格林兹兰群；OPK：上假希瓦格燧灰岩



插图 1 南阿尔卑斯和南斯拉夫的早二叠世藻类化石产地

- 1) 塞克斯屯多洛密特(克罗兹伯格区特罗科费尔灰岩)；2) 卡尼亚(福尼阿沃特里，特罗科费尔灰岩)；3) 卡尼克阿尔卑斯(纳斯费尔德区和许特尔科费尔区，拉屯多尔夫组和特罗科费尔组)；4) 塔尔维斯区(特罗科费尔组)；5) 卡拉万肯山脉(奥地利和南斯拉夫的斯洛文尼亚部分，拉屯多尔夫组和特罗科费尔组的不同相)；6) 萨瓦褶皱区(拉屯多尔夫组和碎屑特罗科费尔相)；7) 维列比特山脉(和利卡区；拉屯多尔夫组及中二叠世藻灰岩)。

主要为碳酸岩层，含有以绒枝藻、松藻、似核状藻、许多古串珠有孔虫、单假希瓦格瓣和群体珊瑚为特征的中多样性至高多样性生物群。在地层剖面中微相序列有规律的重复，可能表示在具有正常海水循环的一个开阔海陆架潟湖中，从很浅海水区到离岸较深海水环境的生态区的重复更替。

特罗科费尔组由三个相带组成：

1) 生物岩隆相带，发育在塞克斯屯多洛密特和卡尼克阿尔卑斯山区中，含有结壳生物 (*Tubiphytes*) 和沿叠层石排列的孔洞，以及窗格状苔藓虫类、腕足类和海百合。这种粘结岩相同得克萨斯州和新墨西哥州的中、下二叠统中所描述的礁核相很相似 (Mack-Aslani, 1970; Dunham, 1972)。这些 *Tubiphytes* 生物泥晶灰岩和生物亮晶灰岩中有些可能是在陆架边缘部位形成的。

2) 层状很好的特罗科费尔灰岩相带，发育在意大利境内卡尼克阿尔卑斯山区和卡拉万肯山脉西部(见插图 1 福尼阿沃特里地区)，在这一相带中发现有典型的外陆架台地生物群。藻类群落与上假希瓦格瓣灰岩很相似。

3) 特罗科费尔碎屑岩相带，由厚达 2000 米的石英砂岩、砾岩和一些灰岩组成，发现于斯洛文尼亚、克罗地亚和奥地利境内卡尼克阿尔卑斯山区。在卡拉万肯山脉西部和斯洛文尼亚的奥尔特尼克地区的岩屑灰岩(见 Kochansky-Devidé et al., 1973; Ramovs and Kochansky-Devidé, 1965)，表明经过了长期的同生沉积的再沉积作用。含有单体珊瑚、腕足类和棘皮动物群的较小灰岩透镜体，可能是在内陆架盆地中形成的。

格罗登组底部的角砾岩和砾岩(塔尔维斯角砾岩、格罗登砾岩)表明在早二叠世末期有一次广泛分布的侵蚀。这些沉积物形成于二叠系内块断非常发育的地区中。某些沉积区的构造上升，似乎引起了特罗科费尔陆架台地均一海底的破坏和在高能环境中特罗科费尔礁露出海面部分的破坏。

格罗登组的红层相在南蒂罗尔沉积作用的第一阶段是作为大陆碎屑沉积的，以后主要是作为海洋沉积物沉积的(卡尼克阿尔卑斯，卡拉万肯地区)。从这个相中所知道的只有很少可能是藻类结构。

晚二叠世时期海侵不断增加，结果形成了贝尔鲁芬组的沥青质沉积层和底部蒸发岩层。在西南近海岸地区，蒸发岩是主要的 (fiammaza 相, Accordi, 1959)；而在蒂罗尔东北，有富含裸松藻和绒枝藻的单一藻类植物群的石膏和开阔海碳酸岩沉积 (badiotica 相)。

(2) 藻类植物群

E. Flügel (1966) 和 Homann (1972) 对卡尼克阿尔卑斯早二叠世拉屯多尔夫和特罗科费尔组的钙藻作过研究，Kochansky-Devidé (1970) 和 Kochansky-Devidé 等 (1973) 对卡拉万肯山脉的二叠纪藻类植物群作过研究。关于斯洛文尼亚地区特罗科费尔碎屑岩相中的藻类报道，可以从 Ramovs 和 Kochansky-Devidé (1965) 和 Ramovs (1968) 的文章中找到。Accordi (1956) 和 Praturlon (1963) 对贝尔鲁芬组中的晚二叠世藻类作过研究。

表 2 和表 3 列出了南阿尔卑斯下二叠统和上二叠统中鉴定出来的藻类化石目录。分类是按照 Wray 和 Riding (本书)的建议做的。

(3) 藻类群落

表 2 钙藻在南阿尔卑斯早二叠世陆架环境中的分布

	内 陆 架			外 陆 架			碎屑 TK (内陆架?)
	近 岸 区		生 物 岩 隆 区	台 地 区		生 物 岩 隆 区	
	UPK	GB	UPK	OPK	TK	TK	
蓝藻							
多孔层藻							
<i>Garwoodia gregana</i> (Nicholson)				×			
<i>Girvanella ducii</i> Wethered	×	×	×	×	×		
<i>Girvanella</i> cf. <i>kordeae</i> Güvenc					×		
<i>Girvanella permica</i> Pia			×	×	×		
<i>Girvanella sexana</i> Johnson	×						
<i>Ortonella morikawai</i> Endo					×		
" <i>Osagia</i> " sp.			×	×	×		
有疑问的蓝藻							
<i>Ramovsia limes</i> Kochansky-Devidé		×					
<i>Tubiphytes obscurus</i> Maslov	×	×		×	×	×	
绿藻							
线枝藻科							
<i>Anatoliopora carbonica</i> Konishi	×			×			
<i>Anthraporella spectabilis</i> Pia	×	×	×	×	×		×
<i>Anthracoporella vicina</i> Kochansky and Herak							
<i>Atractyliopsis carnica</i> Flügel	×			×	×		
<i>Gyroporella igoi</i> Endo		×		×	×		
<i>Gyroporella intusannulata</i> Kochansky-Devidé						×	
<i>Gyroporella micraporosa</i> Endo					×		
<i>Gyroporella nipponica</i> Endo and Horiguchi					×		
<i>Gyroporella symmetrica</i> Johnson	×			×			
<i>Gyroporella? tenuimarginata</i> Endo					×		
<i>Likanella</i> sp.					×		
<i>Macroporella maxima</i> Endo				×			×
<i>Mizzia cornuta</i> Kochansky and Herak	×			×	×		
<i>Mizzia velebitana</i> Schubert	×			×			×
<i>Mizzia yabei</i> (Karpinsky)	×		×	×	×		
<i>Pseudogyroporella mizziiformis</i> Endo		×					
<i>Salopekiella</i> sp.				×			
有疑问的线枝藻							
<i>Epimastopora alpina</i> Kochansky and Herak	×	×	×	×	×		×
<i>Epimastopora hunzaensis</i> Zanin-Buri	×	×		×			
<i>Epimastopora kansensis</i> Johnson			×	×			
<i>Epimastopora kanumai</i> Endo and Kanuma				×			
<i>Epimastopora kertini</i> Bilgütay	×	×		×			
<i>Epimastopora piae</i> Bilgütay	×	×		×	×		
<i>Pseudoepimastopora iwaizakiensis</i> (Endo)	×			×			
<i>Pseudoepimastopora japonica</i> (Endo)	×	×		×			

续表 2

	内 陆 架			外 陆 架			碎屑 TK (内陆架?)
	近 岸 区		生物岩 隆 区	台 地 区		生物岩 隆 区	
	UPK	GB	UPK	OPK	TK	TK	
<i>Pseudoepimastopora kroatica</i> Homann	×			×			
<i>Pseudoepimastopora likana</i> (Kochansky and Herak)	×	×		×	×		
<i>Vermiporella nipponica</i> Endo	×			×	×		
松藻科							
<i>Succodium Duisbergi</i> Homam				×			
有疑问的松藻							
<i>Neoanchicodium catenoides</i> Endo	×	×		×	×	×	×
红藻							
管孔藻科							
<i>Solenopora centuriones</i> Pia				×			
<i>Solenopora texana</i> Johnson			×				
裸松藻科							
<i>Gymnocodium bellerophontis</i> Rothpletz	×						
<i>Permocalculus</i> sp.	×			×	×		
原始的鳞叶藻科?							
<i>Anchicodium fukuiense</i> Endo and Horiguchi			×	×	×		
<i>Anchicodium magnum</i> Endo	×	×	×				
<i>Eugonophyllum johnsoni</i> Konishi and Wray	×	×	×	×	×	×	×
原始的珊瑚藻?							
<i>Archaeolithophyllum lamellosum</i> Wray						×	
<i>Archaeolithophyllum missouriense</i> Johnson							
<i>Cuneiphytus johnsoni</i> Flügel	×	×	×	×	×		×
有疑问的红藻							
<i>Archaeolithoporella</i> sp.							
<i>Lithostroma oklahomaense</i> Mamay	×			×	×		
<i>Ungadarella uralica</i> Maslov	×		×	×			
褐藻?							
<i>Permopadina fallax</i> Ramovs							×

表 3 上二叠统贝尔鲁芬组中发现的钙藻化石名单

绿藻	红藻
绒枝藻科	裸松藻科
<i>Atractyliopsis lastensis</i> Accordi	<i>Gymnocodium bellerophontis</i> Rothpletz
<i>Macroporella preromangica</i> Praturlon	<i>Gymnocodium nodosum</i> Ogilvie-Gordon
<i>Mizzia velebitana</i> Schubert	<i>Permocalculus fragilis</i> (Pia)
<i>Physoporella laevis</i> Praturlon	<i>Permocalculus moniliformis</i> (Pia)
	<i>Permocalculus solidum</i> (Pia)
	<i>Permocalculus tenellus</i> (Pia)

表4 藻类的频率

	内 陆 架 环 境				外 陆 架 环 境			
	下假希瓦格瓣灰岩				上假希瓦格瓣灰岩		层状特罗科费尔灰岩	
	A	B	C	D	E	F	G	H
样品的总和 含藻类样品 的百分率	48 98	71 40	39 62	42 77	204 84	44 88	105 91	42 81

A. 卡尼克阿尔卑斯山区 1997 号采样点旋回 IV; B. 1997 号采样点旋回 III; C. 卡尼克阿尔卑斯山区纳斯费尔德区特雷斯多尔夫霍埃; D. 卡尼克阿尔卑斯山区许特尔科费尔; E. 卡尼克阿尔卑斯山区佐塔吉科普特; F. 卡尼克阿尔卑斯山区兹维科费尔; G. 卡尼尼区福尼阿沃特里的科尔迪迈佐迪; H. 斯洛文尼尼的卡拉万肯山脉托伊费尔施鲁特

钙藻是南阿尔卑斯下二叠统陆架海相灰岩生物碎片中最重要的部分。表 4 表示采自卡尼克阿尔卑斯山区和卡拉万肯山脉几个地质剖面含藻样品中的百分率。

就含藻类的 19 号样品中最丰富的属来说, 可以划分“藻类群落”。这些群落的特征是: 第一, 在数量上以一、二个藻类属或种为主; 第二, 经常看到与一定的无脊椎动物(如小有孔虫目, 镰类, 苔藓虫类, 腹足类等)共生; 第三, 某些藻类群落和灰岩的一定结构类型有关。

藻类群落以最常见的属来命名。按其适应变化的主要生长形态可以把藻类群落划为几个类群(见 Pia, 1928):

A. 壳状(如 *Pseudovermiporella* 群落, *Tubiphytes* 群落, *Ramovsia* 群落, *Archaeolithophyllum lamellosum* 群落)

B. 假叶状(如含有 *Eugonophyllum* 和 *Anchicodium*, 或许 *Neoanchicodium* 假叶藻群落)

C. 结核状(如 *Girvanella* 群落, 含蓝藻或红藻的似核状群落)

D. 圆柱状(如各种绒枝藻群落, *Anthracoporella* 群落, *Gymnocodium-Permostcalculus* 群落)

关于生物群的一般多样性和藻类群落的多样性有可能从以下加以识别:

I. 低生物群多样性(许多藻类原植体仅与几个无脊椎动物类群共生)

A. 一般含有一、二个藻类种的低藻类多样性和含有丰富的种群

a) 绿藻

(1) *Anthraporella* 群落(图版 I, 图 1)

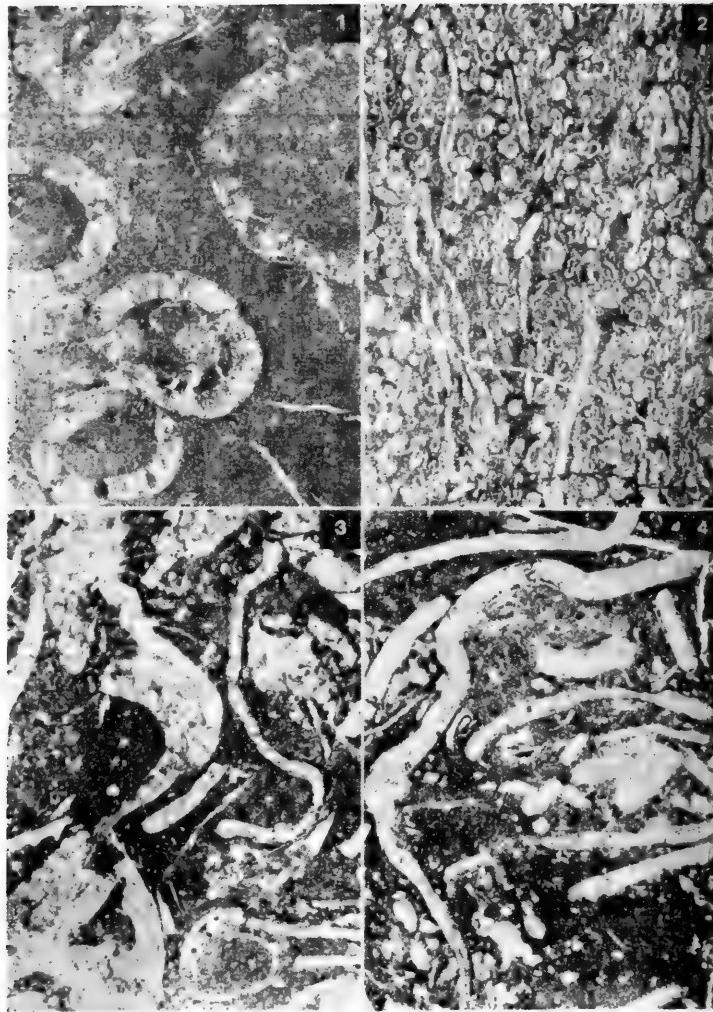
含有大量的绒枝藻 *Anthracoporella spectabilis* Pia 种群以及某些假叶藻或少量其它绒枝藻的生物泥晶灰岩。动物群: 小有孔虫和一些单体珊瑚。分布: 下假希瓦格瓣灰岩。

(2) *Tauridium* 群落

含有大量松藻 *Tauridium cuvillieri* Güvenc 和 *Tauridium fragilis* Güvenc 的种群以及仅有几个其它藻类的生物泥晶灰岩。动物群: 小有孔虫和一些镰类。分布: 发现于安纳托利亚的中、上二叠统和多洛密特的贝尔鲁芬组。

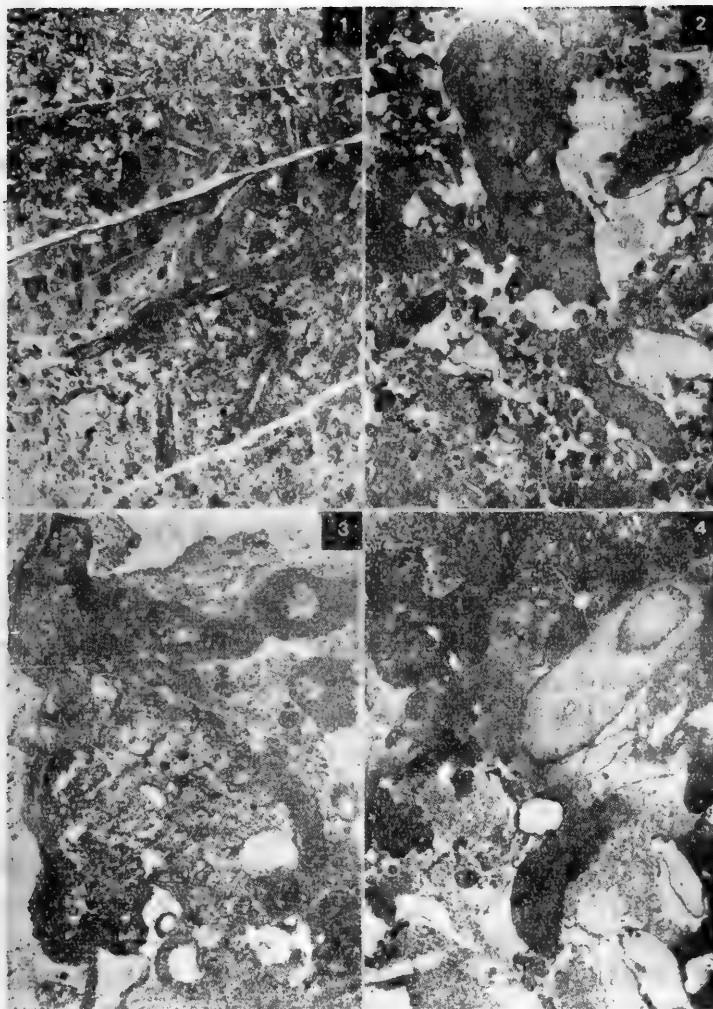
(3) *Pseudovermiporella* 群落

含有大量有疑问的绒枝藻 *Pseudovermiporella sodalica* Elliott (大多数为结壳的类型)的生物泥晶灰岩。动物群: 小栗虫类有孔虫的标本很丰富, 并有一些镰类。分布: 贝尔鲁芬组, 常与许多裸松藻共生。



图版 I 低多样性藻类群落

- 图1. 含有 *Anthracoporella spectabilis* Pia 和一些小有孔虫的 *Anthracoporella* 群落。卡尼克阿尔卑斯山区特罗科费尔霍埃, $\times 11$;
- 图2. 含有 *Gymnocodium bellerophontis* 的 *Gymnocodium* 群落, 上二叠统
贝尔鲁芬灰岩的罗思普莱茨;南蒂罗尔区格罗登河谷圣乌里奇, $\times 5.4$;
- 图3. 含有 *Eugonophyllum* 和 *Archaeolithophyllum* 重结晶硬片的叶状藻类
群落, 下假希瓦格燧灰岩, 卡尼克阿尔卑斯 1997 号采样点, $\times 5.6$;
- 图4. 含有 *Eugonophyllum johnsoni* Konishi and Wray 硬片的叶状藻类群落,
卡拉万肯山脉特尔日奇附近多尔扎诺瓦-索泰斯卡的下拉屯多尔夫组, $\times 7.5$ 。



图版 II 低多样性藻类群落

- 图1. 含有许多由 *Girvanella ducii* Wethered 组成结核的 *Girvanella* 群落。
卡拉万肯山脉埃森卡普尔的特罗吉伦附近普里斯特夫尼克-阿尔木的上假希瓦格燧灰岩, $\times 7.5$;
- 图2. 含有有疑问的蓝藻 *Tubiphytes obscurus* Maslov 群落, 南蒂罗尔的塞克斯屯多洛密特区马岑布登的特罗科费尔组生物岩隆, $\times 7.5$;
- 图3. 含有叠层石线状的孔穴和 *Tubiphytes* sp. 的 *Tubiphytes* 群落, 塞克斯屯多洛密特的马岑布登, $\times 5.7$;
- 图4. 含有 *Archaeolithophyllum lamellosum* Wray 藻片和一些 *Tubiphytes obscurus* 碎片的 *Archaeolithophyllum-Tubiphytes* 群落, 塞克斯屯多洛密特的马岑布登的特罗费尔灰岩, $\times 7.5$ 。

(4) *Gymnocodium* 群落 (图版 I, 图 2)

含有一个或数个 *Gymnocodium* Pia 和 *Permocalculus* Elliott 的种大量 *Pseudovermiporella* 的标本和一些绒枝藻类种群的生物泥晶灰岩。动物群: 小栗虫类和节房虫类有孔虫, 有时有很少的腹足类。分布: 贝尔鲁芬组。

(5) 假叶藻类群落 (图版 I, 图 3, 4)

含有大量“鳞叶藻科祖先”(见 Wray et al., 1975) 碎片的生物泥晶灰岩和生物亮晶灰岩, 有几个种和属 (*Eugonophyllum*, *Anchicodium*, *Archaeolithophyllum*) 可能属鳞叶藻科祖先。其它藻类: 结壳状的藻类 *Vermiporella* 和 *Girvanella*。动物群: 藻类原植体 (*Tuberitina*, *Apterinella*) 上的固着有孔虫, 古串珠虫类有孔虫和小栗虫类有孔虫, 珊瑚稀少, 有一些腹足类。分布: 广泛分布于下假希瓦格礁灰岩 (见插图 3)

(6) *Komia* 群落

含有许多有疑问的红藻 *Komia* Korde 标本的生物泥晶灰岩。动物群: 一些包孢小栗虫类种和沙盘虫类种在内的小有孔虫。分布: 早二叠纪沉积层内很少, 宾夕法尼亚陆架边缘相中较多 (见 Freeman, 1964; Wilson, 1975)。

b) 蓝藻

(7) *Girvanella* 群落 (图版 II, 图 1)

含有大量由 *Girvanella ducii* Wethered 平行排列的管组成的结核的生物亮晶灰岩。动物群: 一些小有孔虫, 镰类。分布: 仅有很少在卡拉万肯山脉的上假希瓦格礁灰岩中。

(8) *Tubiphytes* 群落 (图版 II, 图 2, 3)

含有大量结壳状和无原植体的有疑问的蓝藻 *Tubiphytes obscurus* Maslov 的生物亮晶灰岩和生物微晶灰岩以及内碎屑生物亮晶灰岩。不同的保存阶段可能对不同的原植体大小和致密程度或多孔的微构造产生影响, 单独的管似乎也属于 *Tubiphytes*。许多原植体与 LLH-C 和 LLH-S 类型的低叠层石连结在一起。这些叠层石由排列很紧密的细圆齿状的泥晶灰岩层和亮晶充填的空隙所组成。据观察, 垂直生长不明显。动物群: 附着在 *Tubiphytes* 上的一些有孔虫, 常见有苔藓动物, 棘皮动物和腕足类。分布: 广泛分布于特罗科费尔组的生物岩隆中。

(9) *Ramovsia* 群落

含有大量结壳的有点疑问的 *Ramovsia limes* Kochansky-Devidé 藻的生物泥晶灰岩和生物粉晶灰岩。动物群: 结壳有孔虫。分布: 仅发现于拉屯多尔夫组的格林兹兰群中。

(10) 泥晶灰岩似核藻群落 (图版 III, 图 1)

含有许多小的似核状有孔虫-藻类同生群的生物亮晶灰岩。这些可能结壳的生物特征是具有致密的泥晶质带状“壁”、几个亮晶充填的孔穴, 有时还有一些具细孔的周边。小的化石曾被称为有疑问的藻类、有疑问的有孔虫或与蓝藻共生的结壳有孔虫。其中有些为固着有孔虫和似 *Cuneiphycus johnsoni* Flügel 的藻类。动物群: 稀少的镰类, 古串珠虫类有孔虫和棘皮动物。分布: 发现于卡拉万肯山脉托伊费尔施鲁特的层次分明的特罗科费尔灰岩和克罗地亚的维列比特山脉利卡区拉屯多尔夫组中。

B. 具有几个种或不同属的高藻类多样性, 一般含有丰富的种群

a) 绿藻

(11) *Epimastopora* 群落 (图版 III, 图 2)

含有许多有疑问的绒枝藻 *Epimastopora* Pia 和 *Pseudoepimastopora* Endo 碎片的生物亮晶灰岩和生物泥晶灰岩; 通常能识别出几个种。常有其它的绒枝藻 (*Gyroporella*, *Mizzia*) 和似核状藻。动物群: 常见腹足类, 几个小有孔虫的类群, 棘皮动物。分布: 广泛分布于外陆架的沉积层 (上假希瓦格礁灰岩、福尼阿沃特里和卡拉万肯山脉的层次分明的特罗科费尔灰岩) 中, 但亦发现于内陆架环境 (下假希瓦格礁灰岩) 中。

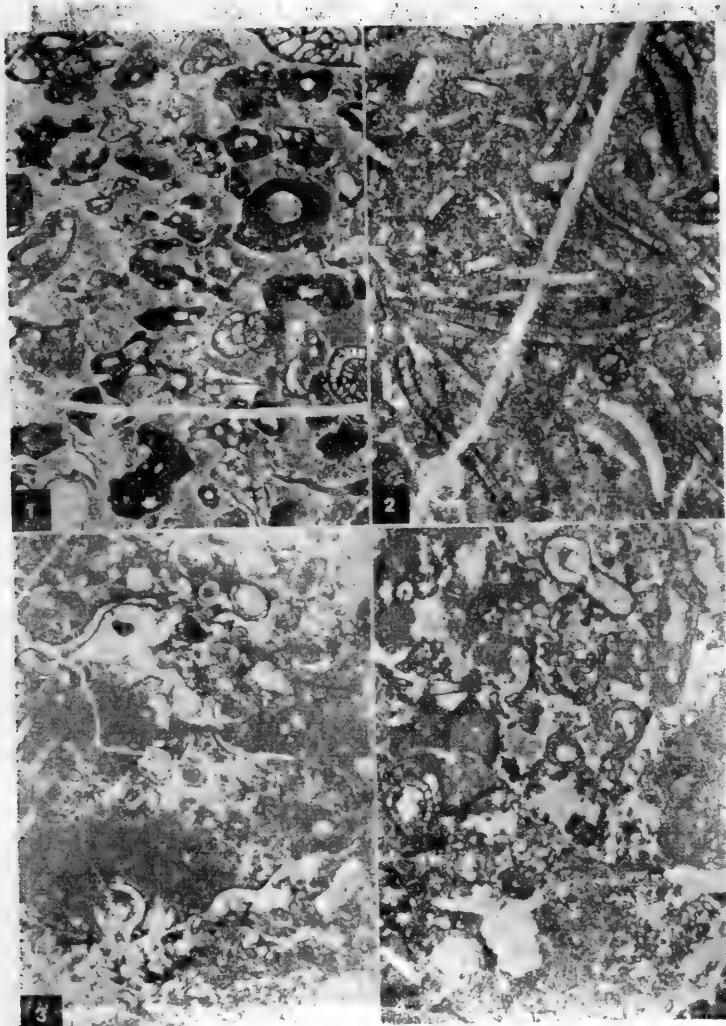


图 版 III

- 图 1. 含有疑似的结壳生物以及一些藻类的泥晶灰岩似核状藻类群落。卡拉万肯山脉特尔日奇附近多尔扎诺瓦-索泰斯卡的特罗科费尔组层状灰岩, $\times 7.5$;
- 图 2. 含有许多 *Epimastopora alpina* Kochansky et Herak 和 *Pseudoepimastopora* sp. 碎片的 *Epimastopora* 群落。卡拉万肯山脉特罗吉伦附近尤斯塔休舒特的上假希瓦格藻灰岩, $\times 5.2$;
- 图 3. 含许多 *Gyroporella igoi* Endo 和 *G. Symmetrica* Johnson 原植体的低多样性绒枝藻群落。卡尼克阿尔卑斯山区特雷斯多尔夫-阿尔木的特雷斯多尔夫灰岩(碎屑的特雷斯多尔夫相), $\times 5.6$;
- 图 4. 含 *Mizzia velebitana* Schubert, *Mizzia cornuta* Kochansky et Herak, *Clavaphysoporella* sp. 和其它伞藻类的高多样性群落, 克罗地亚的维列比特中二叠统, $\times 5.6$

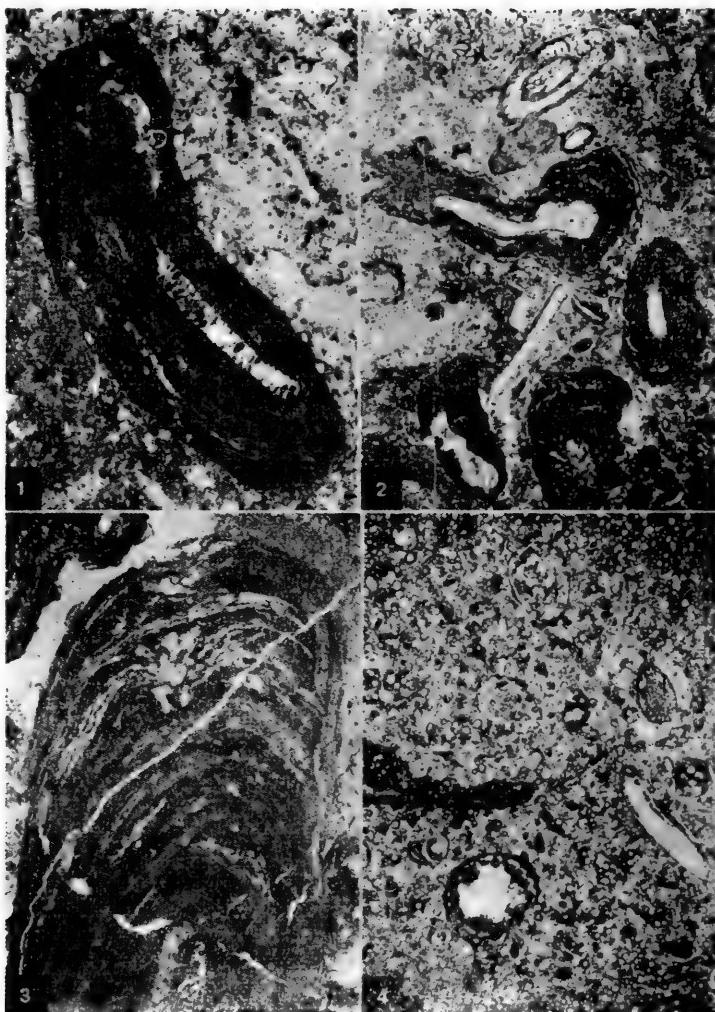


图 版 IV

- 图1. 含蚕豆状似核状藻的 *Osagia* 似核状藻群落。由于 *Girvanella* sp. 和各种不同的壳状有孔虫而表现出明显的纹层; *Epimastopora* 的碎片外面包壳, 意大利卡尼亞地区福尼阿沃特里附近克里塔底罗萨的特罗科费尔组层状灰岩, $\times 7.5$;
- 图2. 含 *Epimastopora* 和 *Neoanachicodium* sp. 的 *Osagia* 似核状藻群落。卡尼克阿尔卑斯山区佐塔吉科普特剖面的上假希瓦格麓灰岩, $\times 3.7$;
- 图3. *Archaeolithophyllum* 似核状藻群落。大的似核状藻由 *Archaeolithophyllum lamellosum* Wray 的不同层组成。卡尼克阿尔卑斯山区佐塔吉科普特的上假希瓦格麓灰岩, $\times 15$;
- 图4. 藻类孢子类。许多伞藻孢子同 *Atractyliopsis carnica* Flügel 共生。卡尼克阿尔卑斯山区上假希瓦格麓灰岩, $\times 5.6$

b) 红藻

(12) *Solenopora* 群落

含有许多与稀少的小有孔虫、棘皮动物和苔藓动物共生的 *Solenopora* sp. 原植体生物泥晶灰岩。分布：在拉屯多尔夫组中很稀少。

(13) *Archaeolithophyllum* 群落(图版 II, 图 4)

含有许多与叠层石和 *Tubiphytes* sp. 共生的 *Archaeolithophyllum* 壳状原植体生物泥晶灰岩和生物亮晶灰岩。动物群：一般为苔藓动物和棘皮动物。分布：特罗科费尔组（塞克斯屯的多洛密特）的生物岩隆和碎屑特罗科费尔相（卡尼克阿尔卑斯山区特雷斯多尔夫灰岩）中的格架构筑生物。

II. 高生物群多样性(与几个无脊椎动物群共生的藻类，“混合群落”)

A. 低藻类多样性

a) 绿藻

(14) 低多样性的绒枝藻群落

含有许多常常是一个或二个绒枝藻种的藻类生物亮晶灰岩。可能存在似核状藻。动物群：小有孔虫，瓣类，苔藓动物，珊瑚，腕足类，腹足类和棘皮动物。分布：广泛分布于具开放海海水循环的内陆架和外陆架环境中。

(15) *Neoanchicodium* 群落

含有丰富的与 *Archaeolithophyllum*、*Epimastopora*、*Mizzia*、*Atractyliopsis* 藻片共生的有疑问的松藻 *Neoanchicodium catenoides* Endo 标本的亮晶灰岩。动物群：古串珠虫类有孔虫，瓣类，软体动物，珊瑚等。分布：一般在外陆架环境中（上假希瓦格瓣灰岩和层次分明的特罗科费尔灰岩）。

b) 似核状藻类

(16) *Osagia* 似核状藻群落(图版 IV, 图 1, 2)

是没有清晰纹层的小蚕豆状的似核状藻类。核是一些易于获得的骨骼颗粒，常常受到葛万藻类的侵蚀和钻孔。仅仅根据 *Girvanella* 和结壳有孔虫 (*Hedraites*, *Apterrinella*) 的聚积就能识别其纹层。动物群：许多无脊椎动物的种群及一些绒枝藻和松藻。分布：似核状藻广泛分布于浅海的近岸环境中，但也分布在滨外环境中（格林兹兰群；上假希瓦格瓣灰；层状特罗科费尔灰岩）。

(17) *Archaeolithophyllum* 似核状藻群落(图版 IV, 图 3)

含有红藻 *Archaeolithophyllum lamellosum* Wray 的较大的（至 10 厘米）半圆形似核状藻类，与许多象 *Hedraites*、*Tuberitina* 和 *Apterrinella* 的结壳有孔虫共生。动物群：和群落 16 类似。分布：滨外和外陆架环境，近岸区（见 Toomey, 1974）。

B. 高藻类多样性

a) 绿藻

(18) 高多样性的绒枝藻群落

和群 14 类似，但常常与几个绒枝藻种和属共生。广泛分布在正常海洋开放的海水循环的外陆架环境中。

(19) 藻类孢子类(图版 IV, 图 4)

含有许多解释为绒枝藻 (*Atractyliopsis*, *Mizzia* 等) 孢子的亮晶球与绒枝藻、*Neoanchicodium*、*Epimastopora*、似核状藻的几个类型共生的生物亮晶灰岩。动物群：类似于群落 14 和 18，腹足类和 *Epimastopora* 较常见。分布：广泛分布于卡尼克阿尔卑斯山区和卡拉万肯山脉外陆架台地很浅的海区（上假希瓦格瓣灰岩，层状特罗科费尔灰岩）。

(4) 藻类群的分布

为了确定不同陆架环境的相似之处，采用群落的杰卡尔德系数 (Jaccard Coefficient)（见 Chetham and Hazel, 1969）可以对各种不同的下二叠统相带的藻类植物

群进行对比。

表 5 (6)

表 5 南阿尔卑斯下二叠统陆架台地不同部分藻类群落之间的关系

	UPK	GB	UPK 生物岩隆	OPK	TK	TK 生物岩隆	碎屑 TK
UPK	—						
GB	0.360	—					
UPK 带	0.233	0.218	—				
OPK	0.490	0.410	0.194	—			
TK	0.326	0.370	0.200	0.465	—		
TK 带	0.090	0.125	0.250	0.135	0.206	—	
碎屑 TK	0.218	0.304	0.200	0.216	0.027	0.133	—

杰卡尔德系数的高值表示许多共生的种

表 6 南阿尔卑斯早二叠世藻类群落的分布

	内 陆 架			外 陆 架		陆架边缘 (或陆架位置)	
	限制性台地			开放性台地陆 架相开放环流	台地边缘砂， 扰动水的浅 滩环境		
	限制性海 洋陆架湖	限制性海 洋浅滩	比较开放 的环流				
<i>Osagia</i> 似核 状藻群落	-----						
<i>Girvanella</i> 群落	-----						
<i>Archaeolitho- phyllum</i> 群落	-----						
<i>Anthracopo- rella</i> 群落		-----					
<i>Epimastopora</i> 群落		-----	-----	-----			
低多样性 绒枝藻类		-----					
<i>Ramovsia</i> 群落			-----				
泥晶灰岩似 核状藻群落			-----				
高多样性 伞藻类				-----	-----		
<i>Neanchicoc- dium</i> 群落				-----	-----		
藻类孢子类					-----		
假叶藻类群落						-----	
<i>Tubiphytes</i> 群落						-----	
<i>Archaeolitho- phyllum</i> 群落						-----	

对表 5 进行解释，必须考虑到已知下二叠统不同相单位中的大多数藻类种都有很宽的地层范围这样一个事实。因此，不仅是象特罗科费尔组的各种不同相中的下假希瓦格链灰岩和生物岩隆这样一个时代相当的相进行对比看来是可能的，而且对所有的地层单位进行对比也是可能的。

除生物岩隆和特罗科费尔碎屑岩相外，几乎所有的地层单位都表示出藻类植物群的杰卡尔德系数高。因此，陆架区的各个不同部分主要生长的是广适应性的藻类种。陆架台地的内部和外部不是以其种的分布为特征，而是以其藻类群落内某些种占有明显优势和生物群多样性的程度不同为特征。假叶藻岩隆和 *Tubiphytes* 礁的低杰卡尔德系数，表明在这些地区中存在特定的生态因素(水深和水循环)。

南阿尔卑斯早二叠世陆架藻类群落的可能分布示于表 6。陆架环境的分类按 Wilson (1975) 的意见。

通过对卡尼克阿尔卑斯及相邻地区下二叠统灰岩中比较常见的格架颗粒半定量测量，鉴定有 16 个生物群落类型(见 Flügel, 1975)：

类群 A：高多样性(至少有三个，多半有五个和五个以上的生物种群)

- 1) 含有多样生物(小有孔虫，链类，苔藓动物，腹足类，海百合，棘皮动物，绒枝藻类)的生物泥晶灰岩；生物碎屑可能泥晶岩化。普遍存在生物扰动潜穴作用而引起的结构均一化。这种类型相当于标准微相类型 9 和 10 (具开放环流的陆架相)。分布：一般在下假希瓦格链灰岩和上假希瓦格链灰岩(在这一层与似核状藻共生)中。
- 2) 相当于含有多样生物粒状灰岩的生物砂屑亮晶灰岩。棘皮动物、腹足类和苔藓动物一般超过类型 1，常见包粒，和 SMF 11 (扰动海水的浅滩环境)相当。

类群 B：低多样性(以一、二个生物种群为主)

- 3) 相当于含片状(假叶)藻类碎片(=藻类群落 5)的泥粒灰岩和滞流岩的生物泥晶灰岩。和 SMF 7 相当，广泛分布于泥晶灰岩的泥冈和下假希瓦格链灰岩的水平层状地层中；格林兹兰群中稀少，上假希瓦格链灰岩和层状特罗科费尔灰岩中很少。
- 4) 相当于含有丰富的 *Anthraporella* 原植体和结壳有孔虫的粒泥灰岩和泥粒灰岩的生物泥晶灰岩。和 SMF 18 (限制性海洋浅滩)相当。下假希瓦格链灰岩。
- 5) 相当于含有许多腹足类和丰富的 *Epimastopora* 片断泥灰岩和泥粒灰岩的生物泥晶灰岩(=藻类群落 11)。和 SMF 18 相当。分布：广泛分布在下假希瓦格链灰岩、上假希瓦格链灰岩和层状特罗科费尔灰岩中。
- 6) 相当于含有许多链类泥粒灰岩的生物泥晶灰岩，和 SMF 10 (陆架相，开放环流)相当，下二叠统剖面各部分都有发现。
- 7) 相当于含有丰富的棘皮动物碎片泥粒灰岩或浮石的生物亮晶灰岩和生物泥晶灰岩。和 SMF 12 (扰动水的浅滩环境，可能是斜坡沉积)相当。下假希瓦格链灰岩。
- 8) 相当于含有丰富的结壳有孔虫 (*Ammovertella* 等) 并与古串珠虫类有孔虫和其它生物群共生的结壳粘结岩的微生物碎屑生物粉晶灰岩和生物球粒泥晶灰岩。和 SMF 7 相当，不少在下假希瓦格链灰岩和上假希瓦格链灰岩中。
- 9) 相当于含有许多结壳生物(多半为 *Ramovsia* = 藻类群落 9) 粘结岩的微生物碎屑生物粉晶灰岩。和 SMF 7 相当，仅发现于格林兹兰群中。
- 10) 相当于含有 *Osagia* 和 *Archaeolithophyllum* 类型大的似核状藻并与多种其它生物群共生的似核状藻类粒泥灰岩-泥粒灰岩的似核状生物泥晶灰岩(=藻类群落 16 和 17)。和 SMF 22 (限制性海洋陆架潟湖，保护性环境)相当。一般在格林兹兰组、上假希瓦格链灰岩和层状特罗科费

尔灰岩中。

- 11) 相当于含有许多紧密聚集的棘皮动物并与腹足类共生的泥粒灰岩的生物泥晶灰岩。和 SMF 12 相当, 仅发现于格林兹兰组中。
- 12) 相当于含有丰富的绒枝藻孢子和绒枝藻类 (*Atractyliopsis* 等 = 藻类群落 19) 粒状灰岩的生物亮晶灰岩。和 SMF 12 相当。
- 13) 相当于含有多样的动植物群落和高百分率的 *Neoanchicodium* 的粒泥灰岩的生物泥晶灰岩 (= 藻类群落 15)。和 SMF 11 及 SMF 13 (扰动海水浅滩环境)相当。分布: 一般在上假希瓦格链灰岩和层状特罗科费尔灰岩中。
- 14) 相当于含有许多绒枝藻、腹足类和有孔虫的粒状灰岩的生物亮晶灰岩。和 SMF 12 及藻类群落 18 相当。分布: 层状特罗科费尔灰岩。
- 15) 相当于含有丰富的结壳 *Tubiphytes*、苔藓动物和腕足类结壳粘结岩的生物泥晶灰岩和内碎屑泥晶灰岩; 一般是再沉积, 和 SMF 7 相当, 为特罗科费尔生物岩隆的典型微相。
- 16) 相当于含有丰富的 *Tubiphytes* 和藻类叠层石结壳粘结岩的生物亮晶灰岩 (= 藻类群落 8)。和 SMF 7 相当, 特罗科费尔生物岩隆的典型微相。

这些生物群落中有一些对于开阔台地上具开放性环流的外大陆架区和靠近台地边缘扰动水的浅滩环境看来是很有意义的, 表 7 表示出一个典型的外大陆架顺序, 该顺序以其 10 个生物群落(和 7 个藻类群落)的交替变化为特征。

开放性台地环境一般产生大量的钙藻, 而较限制性内台地浅滩部分的藻类数量差别却大得多(见插图 2)。在下假希瓦格链灰岩的许多剖面中, 藻类、小有孔虫和瓣类的变化

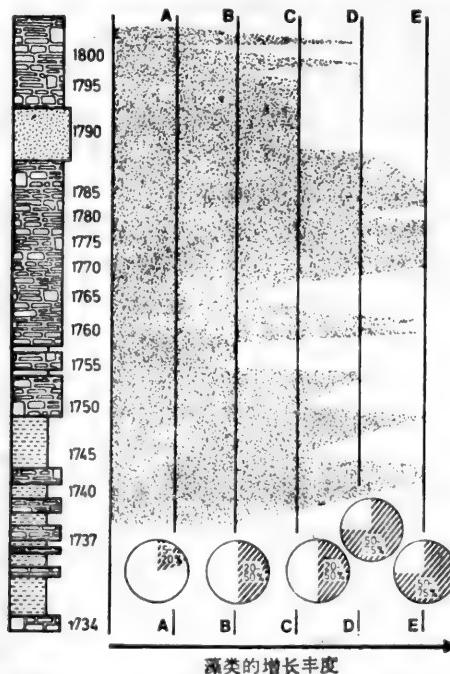


插图 2 钙藻的分布和频率反映内台地的浅滩内深度变化的情况

卡尼克阿尔卑斯山区拉屯多尔夫-阿尔木附近 1997 号采样点
沉积旋回 IV 的下假希瓦格链灰岩。五类生物碎片种群(A-E)
表示藻类、小有孔虫和瓣类的不同数量。见插图 3。剖面的
高度约 15 米。

表 7 一个外大陆架顺序的生物群落和藻类群落

生物群落	藻类群落	解 释			生物岩隆	
		开放性台地		扰动海水中的浅滩环境		
		限制性环流	开放性环流			
剖面顶部						
15	8				x	
10	16	x		x		
8						
6				x		
10	16	x		x		
13	15				x	
10	16	x			x	
13	15				x	
10	16	x			x	
13	15				x	
10	16	x			x	
13	15				x	
10	16	x			x	
6						
10	16	x		x		
12	19				x	
10	16	x			x	
13	15				x	
12	19				x	
5	11	x			x	
13	15				x	
10	16	x			x	
12	19				x	
13	15				x	
10	16	x			x	
12	19				x	
13	15				x	
12	19				x	
8	19				x	
6						
12	19	x		x		
10	16			x		
8				x		
6				x		
8				x		
6				x		
11						
13	15				x	
6	12	x		x		
12	19				x	
6	12	x			x	
12	19				x	
10	16	x			x	
11					x	
10	16	x			x	
11					x	

注：卡尼克阿尔卑斯山区佐塔吉科普夫剖面的上假希瓦格礁灰岩。比较开放性海水环流和比较局限性海水环流的群落变化很大。生物群与 Wilson (1975) 的标准微相类型对比；3:SMF7; 6:SMF10; 7,11,12,14:SMF12; 8,9,10:SMF9; 13:SMF11,13; 15:SMF7。剖面厚 73 米。

部分可能反映深度情况的变化：按照钙藻（主要 *Eugonophyllum*、*Archaeolithophyllum* 假叶藻类）、链类和小有孔虫的相对频率作点计数器分析表明，生物碎片内有 5 个种群。种群 A 表示藻类含量低小有孔虫含量高（占生物碎片的 15—20%），链类一般很少（多半不超过 10%）。种群 B 藻类占 20—50%，小有孔虫约占 15%，链类只有几个或没有。种群 C 的样品含藻类达 50%，小有孔虫约占 10—15%，链类达 20%。在种群 D

中，采集到的样品含有大量的藻类，与约占 10—20% 的小有孔虫和瓣类共生。在最后一个种群 E 中，钙藻也很丰富，但缺少瓣类；小有孔虫占 8—10%，看来生物碎片种群 A 和 B 代表比较深的沉积区（根据古串珠虫类有孔虫占优势，见 Stevens, 1966）。种群 C、D 和 E 内藻类含量增加表明深度变浅。

综合下假希瓦格瓣灰岩剖面的微相研究和地球化学研究（插图 3）说明，沉积旋回内具有小的周期性交替的环境条件（根据陆源残余物，或许是根据某些稀有元素证明）。这些交替和藻类的不同数量之间的因果关系尚不清楚。

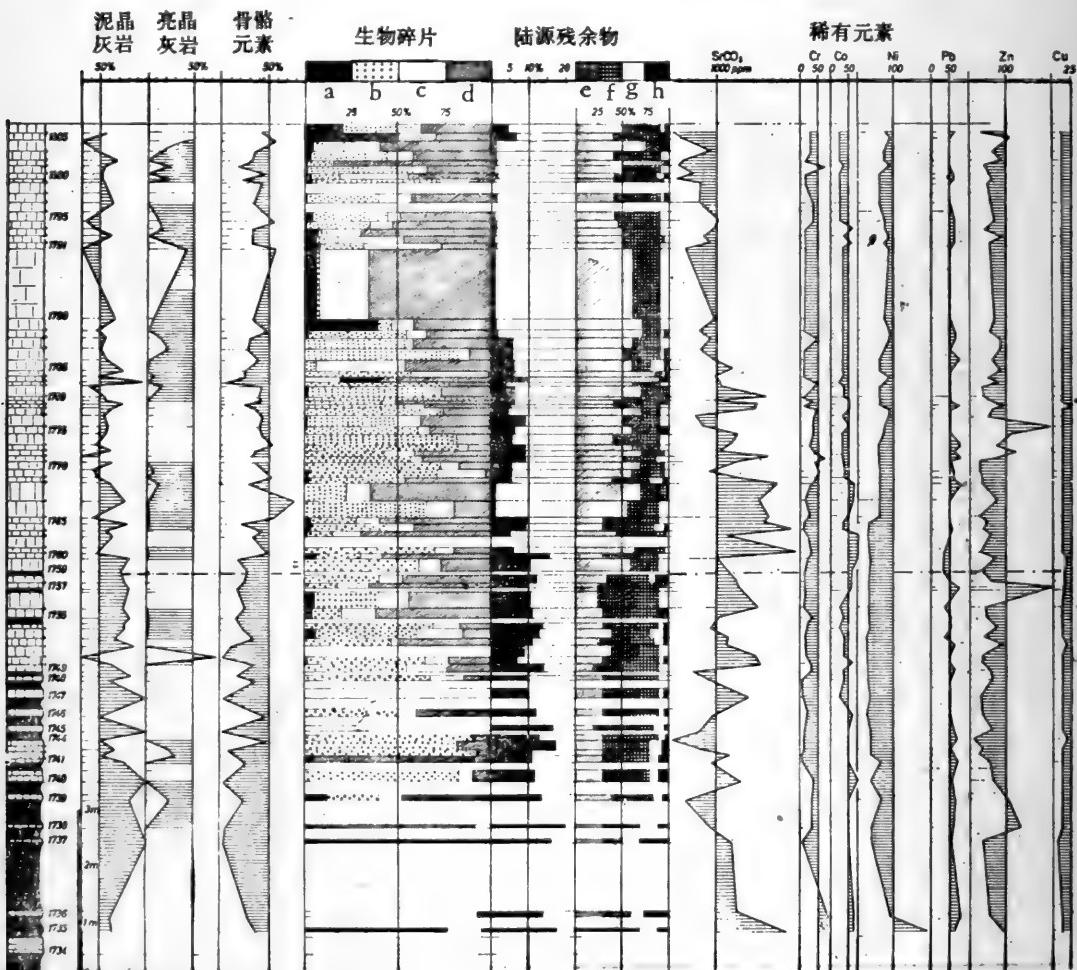


插图 3 内陆架相与变化幅度很大的有机和无机参数的关系

卡尼克阿尔卑斯山区 1997 号采样点附近剖面下假希瓦格瓣灰岩。

看来藻类的分布不受周期性交替的陆源输入物质数量的控制。

a. 瓣类 b. 假叶藻 c. 小有孔虫 d. 其它化石 e. 石英 f. 绢云母 g. 高岭石 h. 黄铁矿

2. 分布模式

现代钙藻的分布受水深、水温、底质和沉积状态的控制。Milliman (1974, 和本书) 对于在大陆边缘沉积作用中钙藻的重要性已经给予了极好的说明。现代陆架沉积的主要

是松藻 *Halimeda*, 一些绒枝藻, 以及珊瑚红藻。根据原始的生长形式已经识别出藻类沉积物的一般类型有三种: (a) 藻团粒型(是由占 50% 以上的藻类碎片、离散的珊瑚藻或绿藻分枝构成的砂和砾石), (b) 结壳藻型(如结壳珊瑚藻), (c) 藻类结核型(有红藻石和蓝藻核形石)。

有些二叠纪藻类沉积物可以同这些现代的藻类沉积物类型对比: 藻团粒型既相当于上二叠统的 *Epimastopora* 群落和其它绒枝藻群落, 也相当于上二叠统的 *Gymnoco-dium-Permocalculus* 群落。一般认为结壳藻含有 *Tubiphytes* 群落和 *Archaeolitho-phylum lamellosum* 群落。*Osagia* 和 *Archaeolithophyllum* 似核状群落属于藻类结核种群。

根据 Milliman (本书)的看法, 热带区的现代藻类沉积物限于陆源沉积物输入量低的那些海区(陆架中部, 特别是外陆架)。这个模式可能同上假希瓦格瓣灰岩和特罗科费尔灰岩的早二叠纪藻类的一般分布是一致的, 但是下假希瓦格瓣灰岩的假叶藻类群落似乎茂盛地生长在内海潮下浅水环境中, 这里非碳酸盐沉积十分明显。

因为对许多晚古生代藻类的分类意见存在疑问, 所以把现代钙藻和二叠纪藻类植物群作对比似乎不太有把握(见表 2)。绒枝藻作为古生态的标志, 仅仅能用于比较一般的方法中。现代生长繁茂的原地绒枝藻植物群广泛分布在海岸、热带和亚热带的海洋环境中。看来大多数现代的绒枝藻选择很浅的有掩蔽的水域(几乎经常不到 5 米深, 见 Senes, 1967; Klement, 1966) 生长。在佛罗里达礁区发现在泥滩上(同阻碍沉积的海草共生)和在开阔海海滨潟湖中大多数绒枝藻呈侧向展布(与许多松藻和 *Thalassia* 共生)。不与开阔大洋相通的限制性海区以其生长比较稀少的绒枝藻群落为特征。

对于各种不同多样性的二叠纪绒枝藻群落的分布可以作出类似的推论。好象“高多样性的绒枝藻群落”在开阔海洋陆架潟湖中生长的很茂盛, 而具低多样性的和高群落密度的绒枝藻植物群可能表示风平浪静的泥滩海区, 因此可以排除这些群落中绒枝藻的分离碎片发生搬运的可能性(见 Elliott, 1968, 1975)。

许多作者已经作过有关晚古生代钙藻的古地理模式方面的报道。根据 Achauer (1969)、Crowley (1969)、Freeman (1964)、Frost (1975)、Heckel 和 Cocke (1969)、Kendall (1969)、Kotila (1973)、Laporte (1962)、Malek-Aslani (1970)、McCrone (1963)、Ross (1968, 1969, 1971)、Schenk (1967)、Steven (1971)、Tillman (1971)、Toomey (1969, 1974, 1976)、Toomey 和 Winland (1973)、Troell (1969)、J. L. Wilson (1967)、Wray (1964, 1971, 本书) 的宝贵资料, 得出关于在南阿尔卑斯早二叠纪陆架环境中已被公认的藻类群落分布的几点看法:

假叶藻类群落是在陆架(近岸位置, 见 Stevens, 1971; Kotila, 1973; 作为内陆架较限制性的相和开阔海洋外陆架相之间的障壁, 见 Toomey 和 Winland, 1973)、陆架边缘(见 J. L. Wilson, 1974; Malek-Aslani, 1970) 的不同部位藻堤内和在浅海盆地(见 Tillman, 1971; Wilson, 1975) 的藻堤内。看来这个群落一般广泛分布在具有掩护的、同时也具有开阔环境的透光层的清澈水域中。这个群落在南阿尔卑斯仅发现于内陆架限制性台地环境中。

Tubiphytes 群落看来主要分布在真正的生物岩隆内 [礁盘相 (Malek-Aslani, 1970); 海绵-藻类相 (Achauer, 1969; Kendall, 1969)]。在南阿尔卑斯的特罗科费

尔组中，这种粘结岩相发育在巨大的碳酸岩生物岩隆露出海面的顶部和(可能)向海的一侧。Wilson (1975) 发现美国许多晚古生代的 *Tubiphytes* 礁的这个群落的陆架边缘部位，未能在所有的特罗科费尔生物岩隆的分布区中见到；这些生物礁有一些可能在陆架台地里面或中间部分形成(塞克斯屯多洛密特，见插图 1)。

似核状藻类化石组合已被广泛用作古生态的标志，如水深和靠近海岸的相对距离(见 Toomey, 1974; Troell, 1969; Tillman, 1971)。大多数作者都同意是靠近滨线、一般沉积作用慢的平静海水和有时可能是半咸水环境的沉积区。就海水运动和似核状藻发育的主要海区来说，推测 *Osagia* 似核状藻和 *Archaeolithophyllum* 似核状藻可能是不同的(见 Toomey, 1974)。根据这种情况发现在南阿尔卑斯的下二叠统中，*Osagia* 似核状藻和 *Archaeolithophyllum* 似核状藻似乎广泛分布在近海岸环境中(象格林兹兰群)，但是也分布在外陆架区扰动水的浅滩环境中(福尼阿沃特里和卡拉万肯山脉的层状特罗科费尔灰岩)。

美国晚古生代旋回陆架沉积的绒枝藻群落，已被作为礁后或滩后潟湖中很浅的透光好的浅滩海水的生物群来解释(见 Wilson, 1975)。可以推测南阿尔卑斯山区上假希瓦

表 8 晚古生代浅水生物群的分布模式

	内 陆 架		外 陆 架		
	限 制 性 台 地		开 阔 海 洋 台 地	台 地 边 缘 扰 动 海 水 浅 滩	生 物 岩 隆
	限 制 性 陆 架 潟 湖	限 制 性 浅 滩			
藻类群落的多样性	一 般 低	低	低 和 高	一 般 高	一 般 低
特征藻类群落	<i>Girvanella</i> 群落	低 多 样 性 绒 枝 藻 群 落 <i>Anthracoporella</i> 群 落	高 多 样 性 绒 枝 藻 群 落	藻 类 孢 子 群 落	<i>Tubiphytes</i> 群 落 假 叶 藻 群 落
广泛分布的藻类群落	<i>Osagia</i> 似核 状 藻 群 落 <i>Archaeolithophyl- lum</i> 似核状藻群落	<i>Epimastopora</i> 群落	<i>Osagia-oncoid</i> 群落 <i>Archaeolithophyl- lum</i> 似核状藻群落 <i>Epimastopora</i> 群落 <i>Neoanchicodium</i> 群 落	<i>Osagia</i> 似核 状 藻 群 落 高 多 样 性 绒 枝 藻 群 落 <i>Neoanchicodium</i> 群 落	<i>Tubiphytes</i> 群 落
比较稀少的藻类群落		泥 晶 似 核 状 藻 群 落 <i>Ramovsia</i> 群 落 <i>Solenopora</i> 群 落		<i>Komia</i> 群 落	<i>Archaeolithophyl- lum-Tubiphytes</i> 群 落
多洛密特灰岩结构	泥 岩 粒 泥 灰 岩	粒 泥 灰 岩 泥 粒 灰 岩 粘 结 岩	粒 泥 灰 岩 浮 石 粒 状 灰 岩	粒 状 灰 岩 砾 壤 灰 岩 粒 泥 灰 岩	粘 结 岩 或 相 当 滞 流 岩
其它生物群：					
结壳有孔虫	很 多	一 般	一 般	有	一 般
古串珠虫类有孔虫	有	有	一 般	很 多	少
节房虫类有孔虫	有	有	有	一 般	少
瓣 类	一 般	少	很 多	少	少
珊瑚	少	少	一 般	少	少
苔藓动物	少	少	少	少	一 般
腕足类	少	少	一 般	少	一 般
腹足类	少	少	一 般	一 般	少
棘皮动物	少	有	一 般	一 般	一 般

格瓣灰岩和特罗科费尔组的绒枝藻群落、藻类孢子群落或许 *Epimastopora* 群落存在类似的环境。

表 8 列出了晚石炭纪和早二叠纪陆架和陆架边缘环境中一些能被识别的最重要的生物群特征。要修改这些模式，需要更进一步的晚古生代藻类低级分类的定量分布数据的研究和仔细的重新数值计算。

【李增全 译】

参 考 文 献

- Accordi, B.: Il Permiano superiore delle Dolomiti e le sue relazioni con l'orogenesi ercina. *Estud. Geol.* **15**, 1–17 (1959).
- Achauer, C.W.: Origin of Capitan Formation, Guadalupe Mountains, New Mexico and Texas. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bull.* **53**, 2314–2323 (1969).
- Buggisch, W., Flügel, E., Leitz, F., Tietz, G.-F.: Die fazielle und paläogeographische Entwicklung im Perm der Karnischen Alpen und in den Randgebieten. *Geol. Rundschau* **65**, 649–690 (1976).
- Cheetham, A.H., Hazel, J.E.: Binary (presence-absence) similarities coefficients. *J. Paleontol.* **43**, II/1, 1130–1136 (1969).
- Crowley, D.J.: Algal-Bank Complex in Wyandotte Limestone (Late Pennsylvanian) in Eastern Kansas. *State Geol. Surv. Kansas, Bull.* **198**, 1–52 (1969).
- Dunham, R.J.: Capitan Reef, New Mexico and Texas: Facts and Questions to Aid Interpretation and Group Discussion. *Permian Basin Sec., Soc. Econ. Paleontol. Mineral. Publication* 72–14 (1972).
- Elliott, G.F.: Permian to Palaeocene Calcareous Algae (Dasycladaceae) of the Middle East. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., Suppl.* **4**, 1–111 (1968).
- Elliott, G.F.: Transported algae as indicators of different marine habitats in the English middle Jurassic. *Palaeontology* **18/2**, 351–366 (1975).
- Flügel, E.: Algen aus dem Perm der Karnischen Alpen. *Carinthia II, Sonderh.* **25**, 76 p. (1966).
- Flügel, E.: Fazies-Interpretation der unterpermischen Sedimente in den Karnischen Alpen. *Carinthia II, 164/84*, 43–62 (1975).
- Freeman, T.: Algal limestone of the Marble Falls Formation (Lower Pennsylvanian), Central Texas. *Geol. Soc. Am. Bull.* **75**, 669–676 (1964).
- Frost, J.G.: Winterset algal-bank complex, Pennsylvania, Eastern Kansas. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bull.* **59/2**, 265–291 (1975).
- Heckel, P.H., Cocke, J.M.: Phylloid algal-mound complexes in outcropping Upper Pennsylvanian rocks of Mid-Continent. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bull.* **53**, 1058–1074 (1969).
- Homann, W.: Unter- und tiefmittelpermische Kalkalgen aus den Rattendorfer Schichten, dem Trogkofelkalk und dem Treßdorfer Kalk der Karnischen Alpen (Österreich). *Senckenbergiana Lethaea* **53**, 3/4, 135–313 (1972).
- Kendall, Ch.G.S.C.: An environmental re-interpretation of the Permian evaporite/carbonate shelf sediments of the Guadalupe-Mountains. *Geol. Soc. Am. Bull.* **80**, 2503–2526 (1969).
- Klement, K.W.: Studies on the ecological distribution of lime-secreting and sediment-trapping algae in reefs and associated environments. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* **125** (1966).
- Kochansky-Devidé, V., Buser, St., Cajhen, J., Ramovs, A.: Podroben Profil Skozi Trogkofelske Plasti v Potoku Kosutnik v Karavankah. (Detaillierte Profil im Perm der Trogkofelschichten am Bach Kosutnik in den Karawanken). *Razprave, Diss. XVI/4, Ljubljana* (1973).
- Kotila, D.A.: Algae and Paleoecology of Algal and Related Facies. *Morrow Formation, Northeastern Oklahoma. Diss. Univ. Oklahoma* (1973).
- Laporte, L.F.: Paleoecology of the Cottonwood limestone (Permian), northern Midcontinent. *Geol. Soc. Am. Bull.* **73** (1962).
- Malek-Aslani, M.: Lower Wolfcampian Reef in Kemnitz Field, Lea County, New Mexico. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bull.* **54**, 2317–2335 (1970).
- McCrone, A.W.: Paleoecology and biostratigraphy of the Red Eagle Cyclothem (Lower Permian) in Kansas. *State Geol. Surv. Kansas Bull.* **164** (1963).
- Milliman, J.D.: Marine Carbonates. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1974.
- Pia, J.: Die Anpassungsformen der Kalkalgen. *Palaeobiol.* **1**, 211–224 (1928).
- Praturion, A.: Dasycladaceae from Upper Permian of the Dolomites (Italy). *Geol. Romana* **2**, 119–150 (1963).
- Ramovs, A.: Biostratigraphic der klastischen Entwicklung der Trogkofelstufe in den Karawanken und Nachbargebieten. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* **131**, 72–77 (1968).
- Ramovs, A., Kochansky-Devidé, V.: Die Entwicklung des Jungpaläozoikums in der Umgebung von Ortnek in Unterkrain. *Rapr. Diss. Slov. Akad.* **8**, 323–389 (1965).
- Riding, R.: Problems of Affinity in Paleozoic Calcareous Algae. This vol. (1976).
- Ross, C.A.: Paleoecology of Fusulinaceans. *Proc. Intern. Paleontol. Union Intern. Geol. Congr.* **23**, Sess. 2, 5, 301–318 (1968).

- Ross, C.A.: Paleoecology of *Triticites* and *Dunbarinella* in Upper Pennsylvanian strata of Texas. *J. Paleontol.* **43**, 298–311 (1969).
- Ross, C.A.: Paleoecology of Late Pennsylvanian Fusulinids (Foraminiferida), Texas. *C.R. 6th Congr. Intern. Strat. Geol. Carbonifere, Sheffield*, 1429–1440 (1971).
- Schenk, P.E.: Facies and phases of the Altamont limestone and Megacyclothem (Pennsylvanian), Iowa to Oklahoma. *Bull. Geol. Soc. Am.* **78**, 1369–1384 (1967).
- Senes, J.: Répartition bathymétrique des algues fossilisables ou méditerranées. *Geol. Sbornik* **18**, 141–150 (1967).
- Stevens, C.H.: Paleoecologic implications of early Permian fossil communities in Eastern Nevada and Western Utah. *Bull. Geol. Soc. Am.* **77**, 1121–1130 (1966).
- Stevens, C.H.: Distribution and Diversity of Pennsylvanian marine faunas relative to water depth and distance from shore. *Lethaia* **4**, 403–412 (1971).
- Tillman, R.W.: Petrology and Palaeoenvironments, Robinson Member, Minturn Formation (Desmoinesian), Eagle Basin, Colorado. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bull.* **55/4**, 593–620 (1971).
- Toomey, D.F.: The biota of the Pennsylvanian (Virgilian) Leavenworth Limestone, midcontinent region. Part 2. Distribution of Algae. *J. Paleontol.* **43**, 1313–1330 (1969).
- Toomey, D.F.: Algally coated-grains from the Leavenworth Limestone (U. Pennsylv., Midcontinent Region, USA). *N. Jb. Geol. Paläontol. Mh.* **1974**, 175–191.
- Toomey, D.F.: A Permian Marine Plant Controlled Community, Northern Franklin Mountains, West Texas. *El Paso Geol. Soc. Symp. Franklin Mountains*, 67–76 (1976).
- Toomey, D.F., Winland, H.D.: Rock and biotic facies associated with Middle Pennsylvanian (Desmoinesian) Algal Buildup, Nena Lucia Field, Nolan County, Texas. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bull.* **57/6**, 1053–1074 (1973).
- Troell, A.R.: Depositional Facies of Toronto Limestone Member (Cread Limestone, Pennsylvanian), Subsurface Marker Unit in Kansas. *Bull. State Geol. Surv. Kansas* **197**, 1–29 (1969).
- Wilson, J.L.: Cyclic and reciprocal sedimentation in Virgilian strata of Southern New Mexico. *Geol. Soc. Am. Bull.* **78**, 805–818 (1967).
- Wilson, J.L.: Characteristics of carbonate platform margins. *Ass. Petrol. Geol. Bull.* **58/5**, 810–824 (1974).
- Wilson, J.L.: Carbonate Facies in Geologic History. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1975.
- Wray, J.L.: Archaeolithophyllum, an abundant calcareous alga in limestones of the Lansing group (Pennsylvanian), southeastern Kansas. *Kansas Geol. Surv. Bull.* **170**, (1964).
- Wray, J.L.: Algae in Reefs through Time. *Proc. N. Am. Paleontol. Conv.*, 1969, Part J., 1358–1373 (1971).
- Wray, J.L., James, N.P., Ginsburg, R.N.: The puzzling Paleozoic phylloid algae: a Holocene answer in Squamariacean calcareous red algae. *Am. Ass. Petrol. Geol. Ann. Meetings Abstr. Dallas* **2**, 82–83 (1975).

比利时迪南特和那慕尔盆地泥盆纪钙藻*

[比] H.H. 齐恩 E. 德里科特

1. 引言

比利时泥盆纪露头地区是那些重要而复杂的较小盆地之一，根据这些盆地可以不难推断出生物的生态变化和礁的分布情况。这些自考文期开始发育，一直延续到弗拉斯期晚期。在比利时泥盆纪礁组合体中，可以区别出五种类型（插图 1 和 2，R1—R5）。大多数礁生长在相对稳定的时期，泥丘则发育在海侵时期（Tsien, 1974, 1975）。

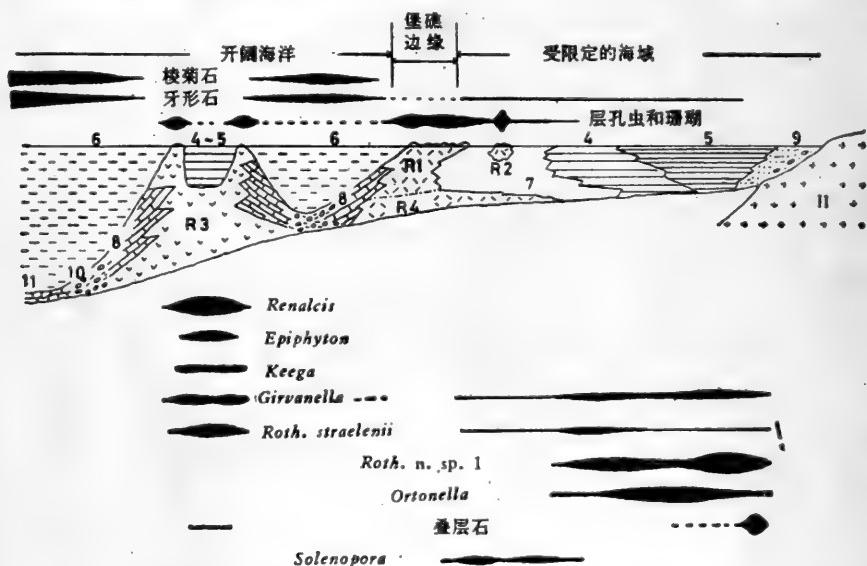


插图 1 在较稳定时期发育的礁组合体中，钙藻的环境分布及其相对丰度。R1. 堡礁；
R2. 丘礁或斑礁；R3. 生物岩礁组合体；R4. 生物层；7. 碎后相；4. 亚潟湖相；5. 涡
湖相（据 Tsien, 1974, 简化的礁组合体模式）。

生物岩礁组合体（R3）总是位于下沉相对迅速的地方。生物层（R4）产生于稳定的陆架上，而推测的堡礁（R1）则局限于陆架的边缘，在这些礁发育期间，开阔海洋位于该盆地的南部，而被堡礁限定的海域位于陆架的北部（插图 1）。在海侵时期，只要下沉不过于迅速，泥丘一般都较发育。

考文期钙藻稀少，但它们在吉微特和弗拉斯期的礁组合体——泥丘（R5）礁相和生物岩礁组合体（R3）里，还有亚潟湖或潟湖相里都很普遍。

* 原题 “Devonian Calcareous Algae from the Dinant and Namur Basins, Belgium”，作者 H. H. Tsien 和 E. Dricot。

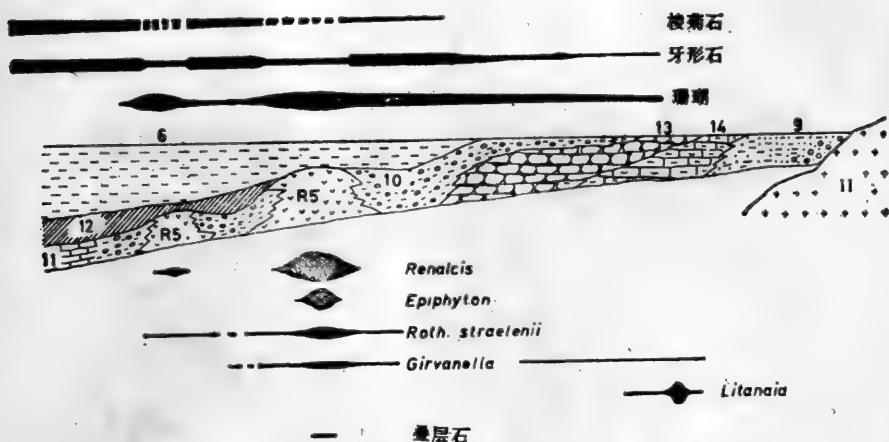


插图 2 在海侵时期发育的礁组合体中, 钙藻的环境分布及其相对丰度。R5. 泥丘 (据 Tsien, 1974, 简化的礁组合体模式)。

2. 钙藻的作用

在礁组合体里, 有时藻类是主要的骨架构筑者, 有时它们相对于层孔虫和珊瑚来说是次要的 (Tsien, 1974)。相对稳定的时期, 在生物岩礁组合体 (R3) 里, 藻类存在于受保护的区域或潟湖中心。藻类的基本作用是捕获沉积物、粘结生物碎屑, 并且可能在较大的生物体之间分泌碳酸盐。它们相对于层孔虫和珊瑚是次要的。

海侵时期, 在泥丘 (R5) 里, 主要的生物是藻类、叠层石和珊瑚。目前, 将叠层石解释成是藻类成因的, 它形成该泥丘相当大的部分, 并代表构筑生物的某些种类。所有这些生物都能捕获和粘结沉积物。在这些泥丘里, 藻类 (*Renalcis*, *Epiphyton*, *Rothpletzella*) 是主要的骨架构筑者。

在 R1, R2, R4 礁里藻类稀少; 然而, 在 R2, R4 礁中发现了粘结生物碎屑的某些结壳 *Rothpletzella* 藻。

在亚潟湖相和潟湖相, *Ortonella*, *Rothpletzella* 及 *Litania* 是主要的造岩生物。

3. 分布

钙藻在礁组合体的所有各相中并不都有, 它们在生态上是受限制的。所以大多数钙藻可以看作是特定环境的标志。在比利时, 它们在生物岩礁组合体 (R3)、泥丘 (R5) 和亚潟湖及潟湖相中都是很丰富的。它们偶尔发现于礁后相, 在 R1, R2 和 R4 礁中稀少。

在礁相和亚潟湖或潟湖相里, 这些藻类生长形态(下面概述)变化很大, 从小的简单漂浮体到大的柱状群体。作为环境的标志, 藻类组合可能比藻类的生长形态更有意义。*Renalcis*, *Rothpletzella*, “Keega” 及 *Girvanella* 组合是礁相的标志, *Rothpletzella*, *Ortonella*, *Girvanella* 组合是浅水亚潟湖相的标志。*Ortonella* 和叠层石一起是高盐度浅水潟湖相的标志。礁组合体中, 藻类的分布及相对丰度概括于插图 1 和 2 中。

(1) 蓝藻纲 (Cyanophyceae) 或绿藻纲 (Chlorophyceae)

1) *Renalcis* Vologdin, 1932

特别是在弗拉斯阶上部的泥丘 (R5) 里, *Renalcis* 是最重要的和很特征的造礁藻

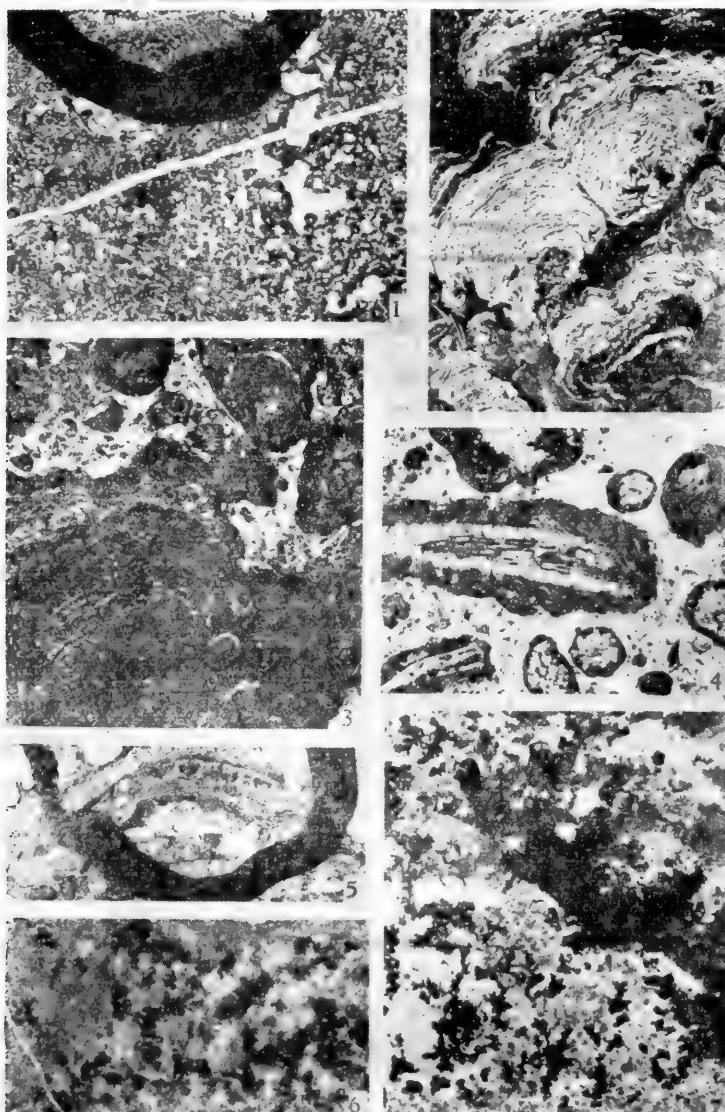


图 版 I

- 图 1. *Girvanella ducii*, $\times 11.8$, Gi2 β , Mont d'Haur, 799 (卢万)。
 图 2. *Rothpletzella* sp. 1, $\times 4.2$, Gi2 β , Alvaux 14, 12506 (卢万)。
 图 3. *Ortonella* sp., $\times 6.3$, Gi2 β , Alvaux, 10151 (卢万)。
 图 4. *Litanaiia* sp., $\times 6.3$, Er2, Lavoir, 10152, (卢万)。
 图 5. *Rothpletzella straeleni*, $\times 11.8$, Er2 α , Solre, St.-Géry, 2878, 681A' (卢万)。
 图 6. *Renalcis devonicus*, $\times 8.5$, Er2 β , Car Beau Château, Senzeille, 6842 (卢万)。
 图 7. *Epiphyton* sp., $\times 8.5$, Er2 α , Car, des Croisettes, Vodecée, 13710 (卢万)。

之一。在生物岩礁组合体 (R3) 和泥丘 (R5) 里，小的简单漂浮群体由大量具有 *Rothpletzella* 包壳的珊瑚碎屑所围绕。在生物岩礁组合体 (R5) 的潟湖里，发现有柱状生长的形态。在泥丘受保护的部位，发现很有意义的 *Renalcis* 的大块体。偶尔，在具有泥丘窗格结构的岩石里，*Renalcis* 与 *Epiphyton* 共生。

Renalcis devonicus Johnson, 1964

R. turbitus Wray, 1967

R. sp.

2) *Epiphyton* Bomemann, 1886

Epiphyton 一般与 *Renalcis* 共生，在泥丘 (R5) 中很普遍。

3) *Rothpletzella* Wood, 1948 (= *Sphaerocodium* auct.)

在受保护的环境里，*Rothpletzella* 是一种重要的造礁藻。生长形态，即在形状和大小方面有相当大的变化，从仅有几个碎片层的薄到厚几厘米的块体。在潟湖里，结核状和柱状的相当普遍。在礁相里，珊瑚和层孔虫的 *Rothpletzella* 的连续包壳很普遍。

Rothpletzella straelenii (Lecompte, 1936)

R. sp. 1

R. sp. 2

4) *Girvanella* Nicholson et Etheridge, 1880

Girvanella 在礁相里很普遍，也产于受限制海域的碳酸盐相和开阔海洋的页岩相。在礁相里，它们套生在生物碎片的外边，同时也存在于球状生长的种类中。在亚潟湖相，它们形成薄的纹层状或球状构造(核形石)。在开阔海洋的页岩相里，只有小的(达3毫米)球状的种类零星分布。

Girvanella ducii Wethered, 1890

G. wetheredi Chapman, 1908

G. nicholsoni (Wethered, 1886)

(2) 红藻纲 (Rhodophyceae)

5) *Solenopora* Dybowski, 1877

Solenopora 在礁后相普遍，在亚潟湖相稀少，一般形成很厚的块体。

6) “Keega” Wray, 1967

Keega 在礁相里普遍，并形成厚的块体(约2厘米)。在礁的环境里，它们包在珊瑚、叠层石上，偶尔覆在沉积物上。正象 Wray 和 Playford (1970) 所记述和讨论的，*Keega* 有时与一定的层孔虫很难区别。在亚潟湖相里很稀少，并产生一种单独的个体。最近 Riding (1974) 把 *Keega* 解释为层孔虫，并得到了 Wray (本书)的承认。Riding 和 Wray 的重新解释，认为 *Keega Keega australe* (*Keega* 的一种类型) 不是藻类而是层孔虫。但是，我们的 *Keega* 标本的内、外部构造，例如生长线的非对称样式、细部构造、包壳性质及生长形态等，表明它不是一种 *Stachyodes*。因此，我们仍将“Keega”保留在藻类类群中，并用“Keega”作为非正式名称。

(3) 绿藻纲 (Chlorophyceae)

7) *Ortonella* Garwood, 1914

结核状(核形石)、柱状和纹层状，在亚潟湖相里普遍。在潟湖相里，它们经常与叠层石互层。

8) *Litanaia* Maslov, 1956

Litanaia 在亚潟湖相里普遍，并有时形成岩层。

4. 地层意义。

钙藻的地质时限长 (Wray, 1971, 图 20)，因此，它们对地质时代鉴定的价值是有局限的 (Wray, 1971)。但是，正象 Chuvachov (1967) 所阐述的：“各地区每个种和属的生存时间，不是依赖于它们自然存在的持续时间，而是依赖于对它们生命活动有利条件地区的持续时间”，同时“沉积物的年代测定，只有根据盆地各个特定部分的整钙藻组合和发展史才有可能。”这种观点得到了当代作者的广泛支持。

某些藻类只有在研究得很好的沉积盆地中，才有地层意义。在迪南特和那慕尔盆地，潟湖和亚潟湖相动物群很贫乏，但与此相反，藻类却很丰富。正象 Tsien (1973) 所论证过的那样，在这种潟湖和亚潟湖相中，只有藻类能被用来作为生物地层对比。迪南特和那慕尔盆地用来作为生物地层对比的藻类有下列各种：

Rothpletzella sp. 1; 中吉微特阶上部

Rothpletzella sp. 2; 上弗拉斯阶

Renalcis sp.; 上弗拉斯阶

Litanaia (当丰富时); 上弗拉斯阶

【石永泰 译】

参 考 文 献

- Bornemann, J.G.: Die Versteinerungen des cambrischen Schichtensystems der Insel Sardinien. *Nova Acta Kgl. Leop. Carol. Dtsch. Akad. Naturforsch.* **41**, 1–83 (1886).
- Chapman, F.: On the relationship of the genus *Girvanella* and its occurrence in the Silurian limestones of Victoria. *Rept. Austral. Ass. Adv. Sci.* **1907**, 377–386 (1908).
- Chuvashov, B.I.: Algae from the Devonian, Carboniferous and Lower Permian of the Middle and Southern Urals, their ecology and stratigraphic value. In: *Fossil Algae of the USSR*. Vozzhennikova, T.F., Glezer, Z.I., Jouze, A.P., Saks, V.N., Chechoukova-Poretskaia, V.S. (eds.). Akad. Nauk, SSSR, Sibirsk. Otd.; Inst. Geol. Geophys. Izd. Nauka, Moscou, 1967. (In russian). Translated by NLL, pp. 206–214.
- Dybowski, V.B.: Die Chaetetiden der Ost-Baltischen Silurformation. *Verh. K. Russ. min. Gesellsch.*, T. 14, 1877, 134 pp.
- Garwood, E.: Some new rock-building organisms from the lower Carboniferous beds of Westmorland. *Geol. Mag.*, Decade 6, vol. 1, no. 6, pp. 265–271 (1914).
- Johnson, J.H.: Lower devonian algae and encrusting foraminifera from New South Wales. *J. Paleontol.* **38**, 98–108 (1964).
- Lecompte, M.: Contribution à l'étude des "récifs" du Frasnien de la Belgique. *Mém. Inst. Géol. Louvain* **10**, 31–112 (1936).
- Maslov, V.P.: Les algues calcaires fossiles de l'URSS (in Russian). *Trudy inst. géol. Nauk, SSSR* **160**, 301 pp. (1956). Trad. française BRGM no. 3517.
- Nicholson, H.A., Etheridge, R.: A monograph of the Silurian fossils of the Girvan district, Ayrshire, Part 1. *Scotland geol. Surv. Mem.* **23**, 23 (1880).
- Riding, R.: The Devonian genus *Keega* (Algae) reinterpreted as stromatoporoid basal layer. *Palaontology* **17**, 565–577 (1974).
- Tsien, H.H.: Polypiers et algae. In: *Le Sondage de Boussu*. Dejonghe, L. (ed.). Serv. Géol. Belg., Prof. Pap. no. 3, 1973, pp. 86–94.
- Tsien, H.H.: Paleoecology of Middle Devonian and Frasnian in Belgium. Intern. Symp. Belg. Micropaleont. Limits, Namur, Pub. no. 12, 1974, 53 pp.
- Tsien, H.H.: Introduction to the Devonian reef development in Belgium. In: *Guide Book of Excursion C, Second Intern. Symp. Cnidarian Fossils*, Paris, Serv. Geol. Belg., 1975.
- Vologdin, A.G.: Archaeocyathids of Siberia, Vol. 2. Moscou–Leningrad: State Scient. Techn. Explorat. Publ., 1932 (in Russian).
- Wethered, E.: On the structure and organisms of the lower limestone shales, carboniferous limestone and upper limestone of the forest of Dean. *Geol. Mag.*, N.S., Decade 3, vol. 3, no. 12, 1886, pp. 529–540.
- Wethered, E.: On the occurrence of the genus *Girvanella* in oolitic rocks, and remarks on oolitic structure. *Quart. J. Geol. Soc.* **46**, 270–293 (1890).
- Wood, A.: "Sphaerocodium" a misinterpreted fossil from the Wenlock limestone. *Proc. Geol. Ass.* **59**, 9–22 (1948).
- Wray, J.L.: Upper Devonian calcareous algae from the Canning basin, Western Australia. *Prof. Contr. Colorado School Mines* **3**, 1–76 (1967).
- Wray, J.L.: Algae in reefs through time. *Proc. N. Am. Pal. Convention*, 1358–1373 (1971).
- Wray, J.L., Playford, P.E.: Some occurrences of Devonian reef-building algae in Alberta. *Bull. Canad. Petrol. Geol.* **18**, 544–555 (1970).

美国西南部部分地区的某些 奥陶纪和志留纪藻类*

[美] D. F. 图米 D. 莱蒙纳

1. 引言

美国西南部，在奥陶纪和志留纪的某些海相碳酸盐岩地层中，藻类是相当普遍的生物群组分。

在植物群组合当中，有两种类型是十分引人注目的。人们发现早奥陶世分布广泛而占优势的植物群组合，均与藻类或海绵生物岩隆有关系。这是一个种类繁多的植物群组合，它包括：(1)不同的藻类叠层石构造；(2) *Renalcis* 和 *Epiphyton* 属的蓝藻和穿孔及结壳的 *Girvanella*；(3)有疑问的 *Nuia* 藻。这些藻类组分的大多数有助于生物岩隆骨架成分的互相粘结，但与此相反，由于 *Girvanella* 的钻洞和钻孔，使骨架和非骨

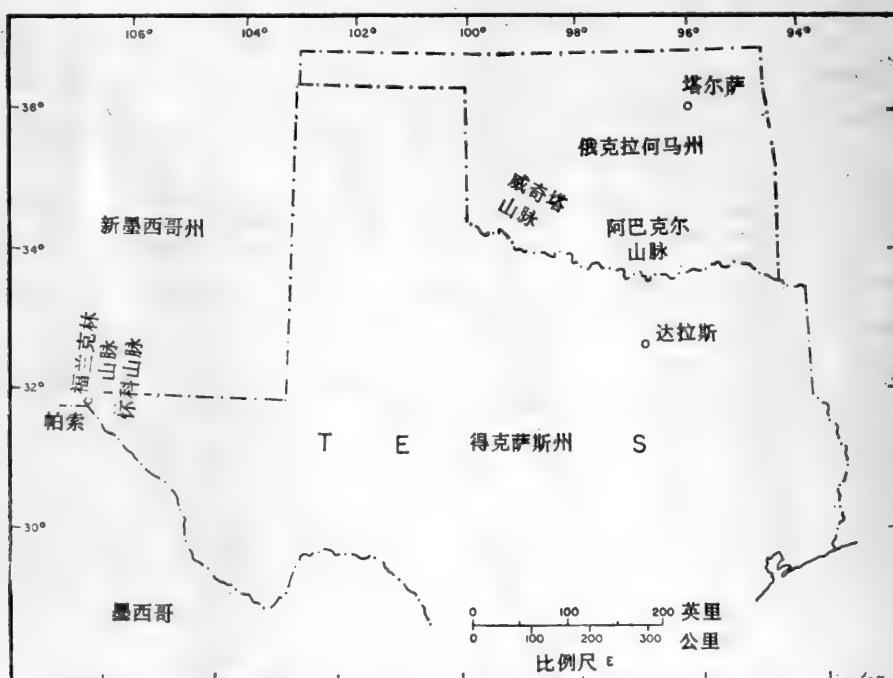


插图 1 地理位置图

* 原题 Some Ordovician and Silurian Algae from Selected Areas of the Southwestern United States²，作者 D. F. Toomey 和 D. Lemone₃。

架颗粒变成更细的泥晶——这是一种极其重要的作用。这种藻类组合，在得克萨斯州西部和俄克拉何马州南部的阿巴克尔和埃尔帕索群里是很特征的(插图 1)。

美国西南部发现的第二个有特色的早古生代藻类组合，产于缓慢下沉的浅海碳酸盐岩地台上的岩层里。这个组合由藻包颗粒组成，主要包含 *Girvanella* 和 *Hedstroemia* (藻或钻孔)、红藻 *Solenopora* 的重结晶节球及类似 *Epiphyton* 型的凝灰岩。在这个组合里，藻类叠层石并不普遍。这个植物群组合，发现于俄克拉何马州南部辛普森(Simpson) 群的中奥陶统，以及得克萨斯州西部上奥陶统蒙托亚(Montoya) 群和志留系弗塞尔曼(Fusselman) 白云岩中。

2. 下奥陶统生物岩隆中的植物群组合

俄克拉何马州南部、得克萨斯州西部和新墨西哥州南部，碳酸盐岩丘在下奥陶统的一些层位中是一种很明显的沉积特征。其中研究得最好的是得克萨斯州西部福兰克林山脉南坡麦凯利根(Mckelligen) 峡谷组的那些岩丘(Toomey, 1970)。埃尔帕索(El Paso) 群(麦凯利根组) 的这种岩丘，在大小上有显著地变化。但多数情况下，它们以小型为特征，长 3—5 英尺，高 2—5 英尺。据记载，发现的最大生物岩隆长 45 英尺，高 19 英尺。某些较大的岩丘，可以包含明显的由粗的钙质碎屑充填的沟道，有时这些沟道的充填物具有交错层。这些岩丘是块状无层理的泥质碳酸盐岩，含有特殊的生物群，并由薄层状层理分明的碳酸盐岩层所圈闭和围绕，后者含有大量的骨架碎屑。

这种生物岩隆，基本上是由含有相当普遍的骨架成分的泥所组成。骨架以三种骨架构筑生物占优势，它们是：(1) *Pulchrilamina spinosa* (Toomey 和 Ham, 1967)，一种纹层状的螺旋生物，可能与腔肠动物有亲缘关系；(2) 硅质石海绵 *Archaeoscyphus annulata* Cullison；(3) *Calathium* Billings，一种有疑问的生物，可能是一种绒枝藻。估计由这三种基本格架构筑者支撑的泥质充填物占“正常岩丘”的 60—75%。

在岩石学方面，这种岩丘岩基本上是一种骨架粒泥灰岩，可能逐渐过渡成骨架泥粒灰岩和粘结岩。内碎屑普遍，象是明显的生物潜穴。粘结岩的真正标志，通常仅出现在近岩丘的顶面，那里发现有大量的 *Pulchrilamina*。

藻类叠层石只是在较大岩丘的基部附近才更加普遍。这些叠层石是指状的，单个“指”的平均直径约 0.5 英寸，群体高约 3 英寸。*Girvanella* 的管体，直径 10—16 微米，通常缠绕叠层石的纹层。根据细的石英粉砂颗粒分布情况，可以看出这种藻类纹层的轮廓(插图 4 D)。另外，在碳酸盐岩丘的许多骨架和非骨架颗粒上，边缘颗粒的腐蚀作用非常发育，这表明是由于丝状蓝藻 *Girvanella* 钻孔和穿孔的结果(Klement 和 Toomey, 1967) (插图 2 E,G)。在藻类腐蚀的边缘里，由于颗粒被改造而使颗粒泥晶化(插图 2 C—D)。泥晶包被或腐蚀边缘的颗粒经常发生再结晶作用(插图 2 F)。这可能表明在藻丝体穿透或腐烂过程中，碳酸盐物质的先期淋滤和由此而引起的再迁移。在颗粒上钻孔的蓝藻，看来在碳酸盐岩的改造、腐蚀及最终泥晶的形成中起主要作用。人们认为蓝藻的局部水华可能在碳酸盐沉积物的早期成岩作用中是一个重要的因素。

埃尔帕索群的生物岩隆包含大量归属于 *Nuia siberica* Maslov 的有疑问的微生物化石。在形态上，这些可疑的化石呈直的到微弯的管状，具有一个明显的、暗色的中央管道和一种特殊的放射状透明质壁的微构造(插图 2 A,B)。这种壁通常为单层，但目前已

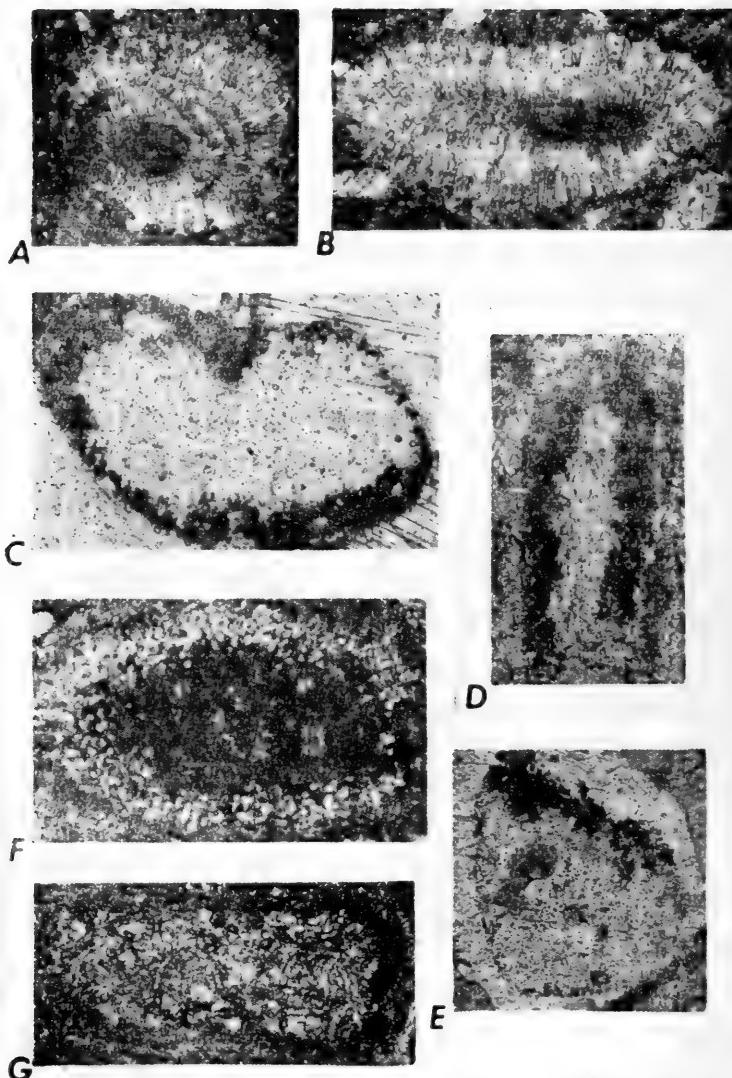


插图 2A—G 得克萨斯州西部福兰克林山脉南坡,下奥陶统麦凯利根峡谷组生物岩隆中藻或藻改造过的颗粒的显微照片 ($\times 80$)。

A, B. 可疑的 *Nuia siberica* Maslov 藻的碎片。注意: 在 A 中沿 *Nuia* 颗粒周围及其特殊的多层界面, 藻的腐蚀和钻孔作用。C, E. 有柄亚门 (Pelmatozoa) 的小骨片, 表示一个泥晶包被和藻在骨架颗粒上的钻孔作用。E. (在正交偏光下) 表示长满方解石的小骨片和具有藻类钻孔的小骨片上表面, 这些藻类钻孔由泥晶充填。这两张显微照片是根据生物岩隆里充填在侵蚀沟道中的岩石拍摄的。D. 边缘被改造的具有暗色腐蚀边的腕足类碎片, 可能是由于藻类钻孔的结果。F. 围绕一个内碎屑的轻度再结晶的藻类钻孔腐蚀边, 一些管似乎是穿孔的蓝藻 *Girvanella* 的管体。G. 几乎全被钻了孔的一个内碎屑, 表明 *Girvanella* 管体极其发育的团块。

知有多层的。苏联作者认为 *Nuia* 是一种类, 尽管他们对 *Nuia* 将归入的较大类群还没有取得一致意见。根据埃尔帕索的材料研究, Toomey 和 Klement (1966) 认为 *Nuia* 可能是一种有疑问的微生物, 因为它们内部构造的一些特殊性而不允许将它们归到已建

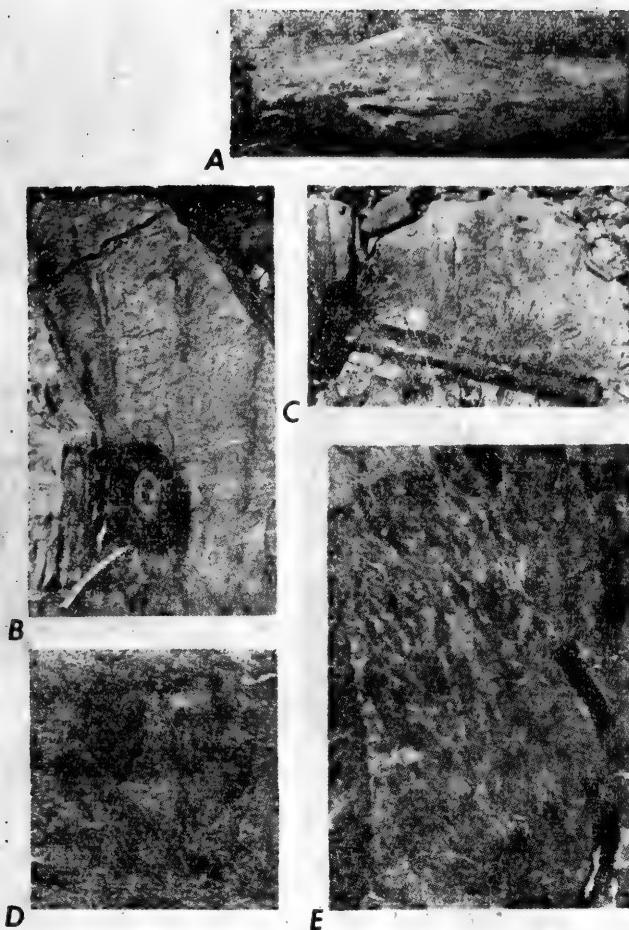


插图 3A—E 下奥陶统的藻类构造。

A. 在肯德布拉德灰岩中出露的“小型礁”，位于基部之上 450 英尺，俄克拉何马州南部默里县阿巴克尔山脉米尔 (Mill) 溪；齿子长 7.5 英寸。生物构造由叠层状的藻类构成。B. 灰色白云岩，含有明显垂直堆叠的半球形叠层石（尺寸以英寸制）。叠层石群体之间的地方含有砂质内碎屑岩屑。照片为埃尔帕索群乔斯 (José) 组上部，得克萨斯州西部福兰克林山脉南坡。C. 一种小型藻叠层石“头”，采自俄克拉何马州西南部基奥瓦县威奇塔山脉朗霍恩山肯德布拉德灰岩下部；锤子长 14 英寸。D. 指状叠层石群体，高 16 英寸，出露于俄克拉何马州西南部基奥瓦县威奇塔山脉乌纳普山脚下向上 450 英尺的肯德布拉德灰岩里。叠层石群体周围为内碎屑和偏平卵石砾岩。E. 指状叠层石的一种弯曲的枝，出露于 D 所显示的叠层石侧方；齿子长 7.5 英寸。

立的任一化石类群之中。

在埃尔帕索群里，许多非岩丘层位含有明显的呈垂直堆叠的半球形叠层石（插图 3 B）。这些是非常有趣的，因为在叠层石群体之间的地方含有大量砂质内碎屑岩屑，并且这些叠层石由扁平卵石砾岩薄层所覆盖。

得克萨斯州西部福兰克林山脉东北约 500 公里，俄克拉何马州南部阿巴克尔和威奇塔山脉有阿巴克尔群的同期沉积物。在这些沉积物中，存在有与上述类似的生物岩隆。这些岩隆的骨架结构，包含有如得克萨斯州西部生物岩隆中所出现的三个同样的骨架构筑生物：*Pulchrilamina*, *Archaeoscyphia* 和 *Calathium*。在形态学和岩石学方面，

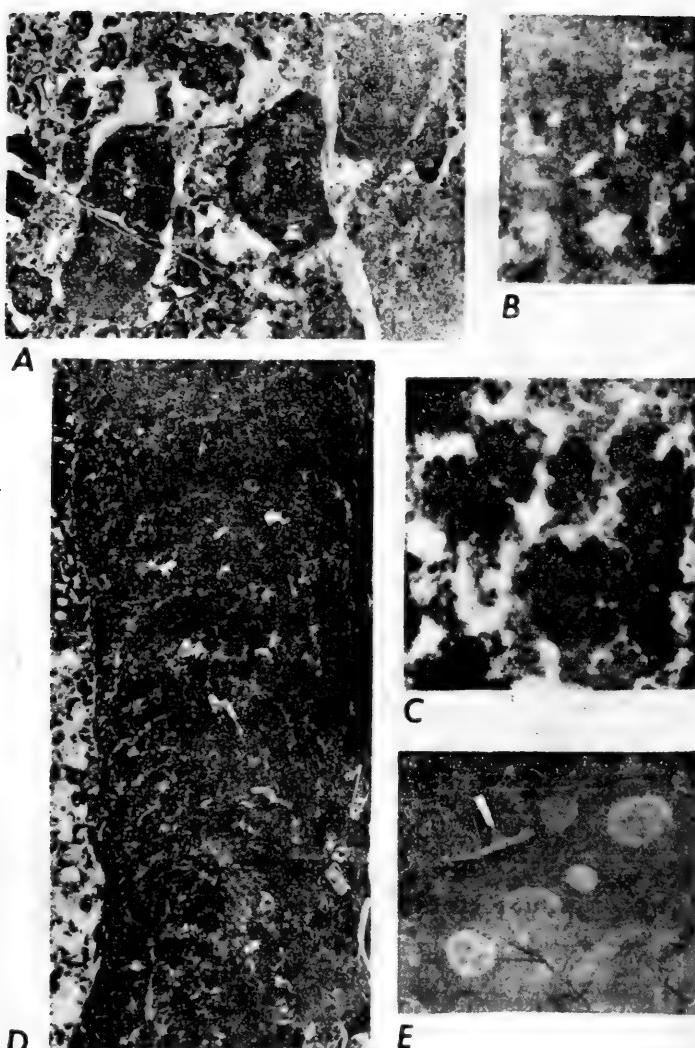


插图 4A—E 美国西部的一些藻类

A. 一些藻包颗粒($\times 3$)，采自得克萨斯州西部怀科山脉比安兰芝地区志留系弗塞尔曼白云岩。这些藻包颗粒含有丰富的 *Girvanella* 管体，基质中含有 *Girvanella*、*Solenopora* 以及类似 *Epiphyton* 的凝灰岩(在这个放大倍数下，没有看到全部)。B. *Renalcis* sp. ($\times 3$)，表示出不规则形态和分枝习性；俄克拉何马州西南部基奥瓦县威奇塔山脉乌纳普山剖面，肯德布拉德灰岩基部之上 450 英尺的生物岩隆。C. *Epiphyton?* sp. ($\times 47$) 的密集的形态，与 B 的时代和产地相同。D. 具有清晰纹理的指状叠层石群体 ($\times 4$)。根据石英粉砂颗粒(极小的白色斑点)可以看出纹层的轮廓。沿群体右边浓密的边缘，由 *Girvanella* 的管体组成。叠层石两侧的砂屑灰岩沟道含有贝壳碎屑和岩石碎屑。俄克拉何马州南部阿巴克尔山脉，默里县高速公路上 77 号剖面底部向上 462 英尺肯德布拉德灰岩的藻类构造。E. 分散的藻叠层石“头”，出露于俄克拉何马州阿巴克尔山脉默里县乔因斯兰芝 (Join's Ranch) 剖面底部向上 450 英尺肯德布拉德灰岩表面；锤头长 7.5 英寸。

阿巴克尔岩丘也与得克萨斯的完全相同，只是前者的最大岩丘较大。据记载在威奇塔山脉发现的最大生物岩隆，高 65 英尺，基部宽 200 英尺。在阿巴克尔生物岩隆中看到的唯一重要不同是没有可疑的微生物 *Nuia*，并代之而起的是丰富的蓝藻 *Renalcis* 和 *Epi-*

phyton (插图 4B;C)。

阿巴克尔岩丘含有相当密集生长的 *Epiphyton* 和 *Renalcis*, 尽管 *Renalcis* 附着在海绵 *Archaeoscyphus* 上, 但还没有证据说明 *Epiphyton* 和 *Renalcis* 是彼此附生的关系。在这两种藻类之间存在大量小的空隙, 这表明它们局部形成一种颗粒支撑沉积物。*Epiphyton* 和 *Renalcis* 一般能延长生长, 从而与骨架和颗粒相邻接。这种现象可能反映了形态对附生习性的适应 (Riding 和 Toomey, 1977)。

在阿巴克尔, 特别是在威奇塔山脉的生物岩隆中, *Epiphyton* 和 *Renalcis* 不是单独的格架构筑生物。然而, 它们能够在细粒的岩丘底质上繁衍, 并且产生一些较薄的层。由于这些层很薄, 因此显现不出它们本身比周围的沉积物更高。从外观上看, 它们更喜欢由其它骨架和颗粒构成的坚硬底质。它们对大多数生物岩隆形成所起的作用并不大, 而它们在沉积学上的主要作用是粘结作用, 以及由于它们局部掩盖海绵和岩丘沉积物, 从而产生了稳定沉积物的作用。

小型叠层石的“小型礁”(插图 3A, C) 在与岩丘层位有关的层面上相当丰富, 同时分散的藻叠层石“头”在种层位也很普遍(插图 4E)。另外, 在某些阿巴克尔岩丘层位里, 含有远离主要岩丘块体的指状叠层石枝(插图 3E); 在同一层位里还存在有分散的、发育非常好的单个指状叠层石体(插图 3D)。

3. 中奥陶统至志留系地台型碳酸盐岩中的植物群组合

地台型碳酸盐岩, 包含的藻类组合不多, 人们认为这种岩石是在缓慢下沉的浅海碳酸盐岩陆架上沉积的。这些碳酸盐岩的大多数已被白云岩化, 同时藻类遭到破坏。但是, 这些碳酸盐岩地层却没有白云岩化, 并且具有以藻包颗粒为主的代表性的藻类组合。

辛普森群麦克利什 (McLish) 组的中奥陶统部分, 出露在俄克拉何马州南部阿巴克尔山脉, 藻包颗粒普遍。这些核形石含有蓝藻 *Girvanella* 管体, 并与绿藻 *Hedstroemia* 的管共生。这些藻包颗粒的直径 8—30 毫米, 平均 18 毫米 ($n=7$)。这些藻不加丝毫选择地套生在骨架和非骨架颗粒上。在麦克利什组看到的许多骨架颗粒有泥晶包被。正象 Bothurst (1966) 所记述的, 大多泥晶包被可能是由于钻孔藻作用的结果。

出露在得克萨斯州西部福兰克林山脉的蒙托亚群上奥陶统乌发姆 (Upham) 白云岩, 藻类比较稀少。乌发姆白云岩是一种块状的、具有大量潜穴的暗色碳酸盐岩, 其中含有大量 *Receptaculites* (可能是绒枝藻; 见 Nitecki, 1972)、大的腹足类、头足类及丰富的珊瑚。藻类组合完全由分散的、重结晶的、被认为是 *Solenopora* 的结核所组成, 其中许多似乎外边包有一层结壳的层孔虫。

在得克萨斯州西部怀科山脉的比安兰芝 (Bean Ranch) 地区, 志留系弗塞尔曼地层是浅色的厚层状白云岩和白云质灰岩。虽然在这些地层中存在有许多含化石的层位, 但是由于白云化和重结晶作用使得许多化石消失, 而只剩下一些模糊不清的印痕。在大多数地层里, 有柄亚门的化石碎屑丰富; 局部地方, 五房贝类的铸模和内模丰富。床板珊瑚, 特别是 *Favosites* 和 *Halysites* 很普遍, 海绵和鹦鹉螺类也有发现。弗塞尔曼地层的藻类组合, 主要由藻包颗粒组成。这些藻包颗粒(插图 4A)的直径 3—22 毫米, 平均大约 8.8 毫米 ($n=18$)。弗塞尔曼地层的核形石, 含有丰富的 *Girvanella* 管体、红藻 *Solenopora* 碎屑及类似 *Epiphyton* 型的凝灰岩。在薄片中, 还看到许多别的骨架和非

骨颗粒上有泥晶包被，并显示出清楚的藻类 (*Girvanella*?) 钻孔的证据。这个地区弗塞尔曼地层的时代，可能属中志留世 (McGlasson, 1967)。

根据美国东南部经过选择的几个地区所概述的上述所有藻类组合，看来是在温暖、清洁、正常浅海环境下沉积的碳酸盐岩中所固有的。在古地理上，所有这些地层都可能与较浅的、缓慢下沉的大陆架上的沉积作用有关。

[石永泰 译]

参 考 文 献

- Bathurst, R.G.C.: Boring algae, micrite envelopes and lithification of molluscan biosparites. *Geol. J.* **5**, 15–32 (1966).
- Klement, K.W., Toomey, D.F.: Role of the blue-green alga *Girvanella* in skeletal grain destruction and lime-mud formation in the Lower Ordovician of west Texas. *J. Sed. Petrol.* **37**, 1045–1051 (1967).
- McGlasson, E.H.: The Siluro-Devonian of west Texas and southeast New Mexico. In: *Symp. Silurian-Devonian Rocks of Oklahoma and Environs*. Toomey, D.F. (ed.). *Tulsa Geol. Soc.* **35**, 148–164 (1967).
- Nitecki, M.H.: North American Silurian receptaculitid algae. *Fieldiana, Geol. Field Mus. Nat. Hist., Chicago* **28**, 120 pp. (1972).
- Riding, R., Toomey, D.F.: The sedimentological role of *Epiphyton* and *Renalcis* in Lower Ordovician mounds, southern Oklahoma. *J. Paleontol.* **46**, 509–519 (1972).
- Toomey, D.F.: An unhurried look at a Lower Ordovician mound horizon, southern Franklin Mountains, west Texas. *J. Sed. Petrol.* **40**, 1318–1334 (1970).
- Toomey, D.F., Ham, W.E.: *Pulchrilamina*, a new mound-building organism from Lower Ordovician rocks of west Texas and southern Oklahoma. *J. Paleontol.* **41**, 981–987 (1967).
- Toomey, D.F., Klement, K.W.: A problematical micro-organism from the El Paso Group (Lower Ordovician) of west Texas. *J. Paleontol.* **40**, 1304–1311 (1966).

西班牙南部早寒武世藻类碳酸盐岩*

[西] I. 萨马雷诺

1. 引言

在西班牙南部，藻类在寒武纪碳酸盐岩地层的形成中起着重要的作用。本文的目的在于描述这些早寒武世藻类碳酸盐岩及其分布、主要的生物，以及岩相和沉积环境。

为此目的，选择了科尔多瓦（莫雷纳山脉）附近的一个地区。所研究剖面的位置，是沿着科尔多瓦至比利亚维西奥萨（Villaviciosa）公路（7.5 至 9 公里之间）和科尔多瓦至萨夫拉（2 至 3 公里之间）（插图 1）。



插图 1 本文所论及的藻类碳酸盐岩产地分布图。

这些碳酸盐岩地层，主要由灰岩和互层的粉砂岩、页岩和砂岩组成，前两者具有结核状结构。这套地层厚几百米，位于安山岩基底之上，上覆一套厚层状的陆源碎屑沉积层，时代为寒武纪。

该地发现的藻类碳酸盐岩，主要有两种类型，即丘状的和板状的两种。丘状的藻类碳酸盐岩是一些不连续的碳酸盐岩体，呈丘状或透镜状，包埋在不同岩性（砂岩）的岩层里，本文称之为藻类岩丘。板状的是一种具有凝块结构的厚层块状碳酸盐岩地层，在剖面里它们组成重复的地层（旋回藻灰岩）。

在 15 米的间隔里，几个层位上均有藻类岩丘，而旋回藻灰岩却局限于较高的地层层序，并且向侧向延伸很长一段距离。

由于该地区构造复杂，各个产地所发现的只是一些不完全的层序。因此，这种藻类岩丘和旋回藻灰岩为地层对比提供了良好的标志。

* 原题 “Early Cambrian Algal Carbonates in Southern Spain”，作者 I. Zamarreño。

2. 岩相和沉积环境

在所研究的碳酸盐岩层序中，可以辨认出如下几种岩相：(1)藻粒泥灰岩相；(2)鲕状粒屑灰岩相；(3)球粒状粒屑灰岩相；(4)内碎屑粒屑灰岩相。本文只论述了藻粒泥灰岩相和鲕状粒屑灰岩相，事实上这两种岩相是该地区最发育的。

(1) 藻粒泥灰岩相

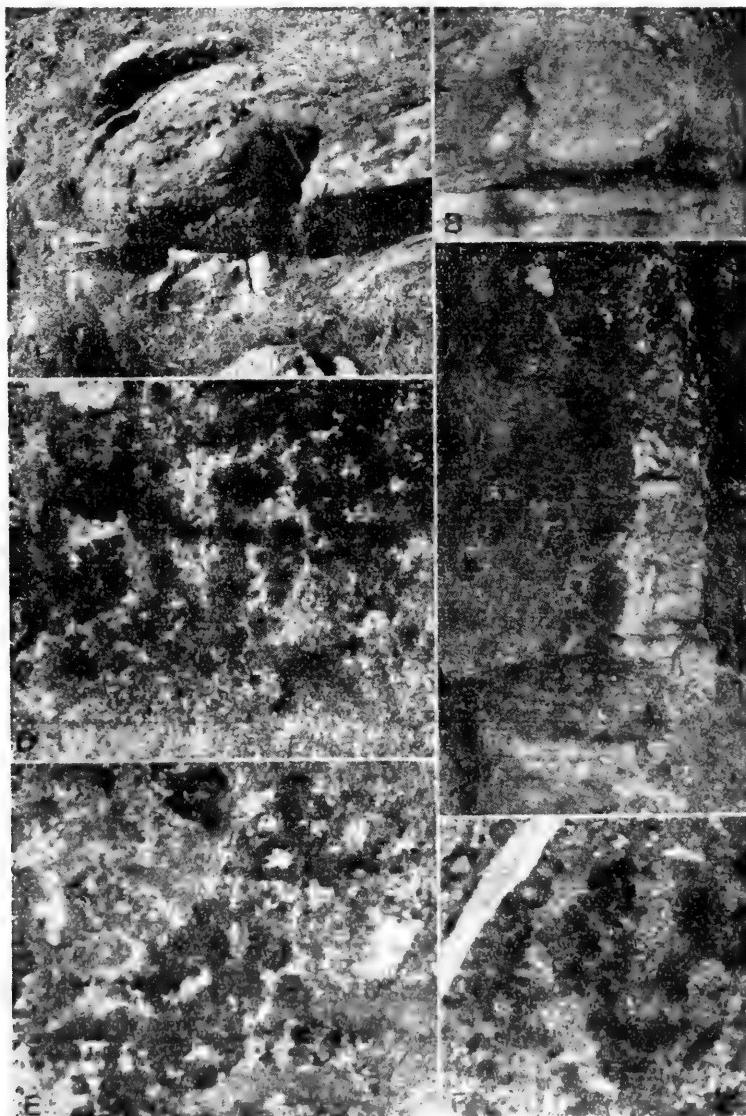


插图 2A—F 藻类碳酸盐岩形态和藻类组合。

A. 藻类岩丘，科尔多瓦至萨夫拉公路上。 B. 位于鲕状粒屑灰岩层之上的藻类岩丘，科尔多瓦至比利亚维西奥萨公路上。C. 表示典型藻灰岩旋回：(a) 基底为鲕状粒屑灰岩，接着向上(b)块状的藻灰岩，以及上覆的(c)结核状粉砂岩；科尔多瓦至比利亚维西奥萨公路上。 D. 藻类岩丘结构中的 *Epiphyton* 的密集生长情况， $\times 25$ 。 E. 藻类岩丘结构中的 *Epiphyton* 和 *Renalcis*， $\times 17$ 。 F. 旋回藻灰岩中的 *Renalcis*， $\times 13$ 。

藻粒泥灰岩相是这个地区分布最普遍的岩相，其中藻类组合可以鉴别出两种类型，这与野外观察到的两种主要灰岩类型相符合：藻类岩丘和旋回藻灰岩。

1) 藻类岩丘 这种藻类岩丘露头呈灰色非纹层状的碳酸盐岩体，由绿色和粉红色薄层状粉砂岩所围绕。这些岩丘高20至50厘米，宽50厘米至1米。这些藻类岩丘的大多数都由粉砂岩所包围。在某些实例中，藻类岩丘位于鲕状粒屑灰岩岩层之上，厚达25厘米。它们的粒度均一，间隔有规律(插图2B)。在1号产地(沿科尔多瓦至萨夫拉公路)藻类岩丘位于鲕状和内碎屑泥粒灰岩基底之上(插图2A)。

该岩相里占优势的生物群组分是 *Epiphyton* 和有疑问的 *Renalcis* 藻(插图2D, E)。偶尔也有 *Girvanella* 藻出现。

这种藻类岩丘格架由丛生的 *Epiphyton* 和 *Renalcis* 群体组成，它们在形成岩丘宏观的凝块结构过程中起一定的作用(插图3A)。这些丛生的群体之间由钙质泥岩及少量的粉砂级碎屑所充填。在某些藻类岩丘中，还发现有古杯类碎屑和 *Chancelloria*。

Epiphyton 总是发现于它们生长的地点。由于它们脆弱的枝状构造不可能经受住激烈的水流和波浪作用，因此；它们若能茁壮生长必须在静水的环境里。

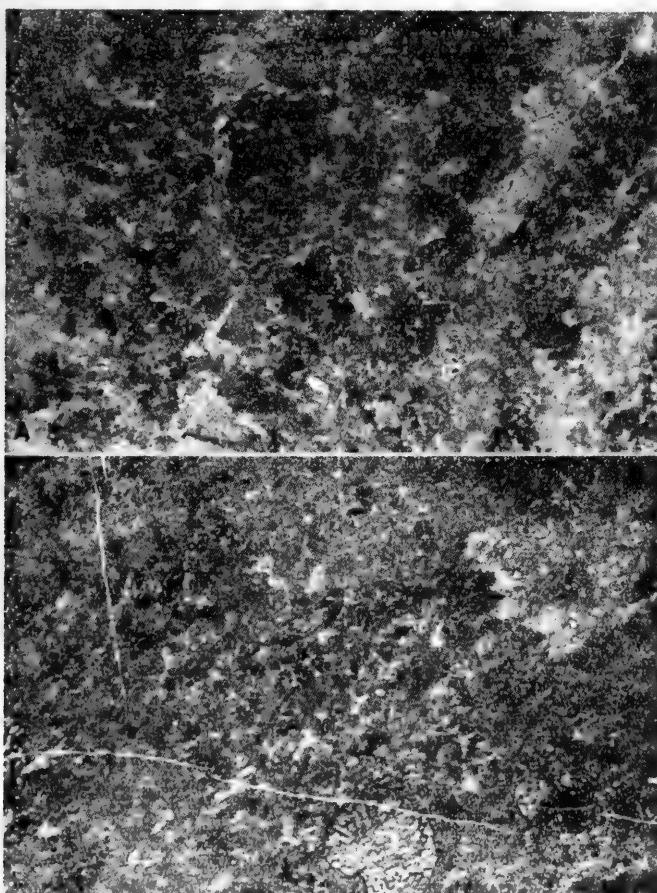


插图3A, B 藻类碳酸盐岩结构。

A. 在藻类岩丘中，由 *Epiphyton* 和 *Renalcis* 形成的宏观的凝块结构，磨光片， $\times 0.8$ 。 B. 典型的旋回藻灰岩结构，*Renalcis* 占优势，而 *Epiphyton* 和古杯类碎屑居于次要的成分，薄片， $\times 6$ 。

由粉砂岩所包围的藻类岩丘，表明碳酸盐沉积作用只发生在生物岩丘发育的地方。于是，在海底由于大量藻类丛生，可能造成一种对含有大量藻类的碳酸盐堆积、对颗粒（古杯类、*Chancelloria* 及陆源碎屑）捕获、甚至对碳酸钙的沉淀作用有利的微环境。正象在地质记录中的藻类岩丘一样，这种碳酸钙对现代丛生的藻类群体的胶结起相当大的影响。

在某些情况下，由于再结晶作用或白云岩化作用使部分原始结构消失，并且藻类也没有保存下来。

在拉斯埃尔米塔斯（Las Ermitas）地点，藻类岩丘的大小及被称之为生物礁岩岩相的复杂程度都与上述的差不多（Debrenne 和 Zamarreño，付印中）。

2) 旋回藻灰岩 这些旋回藻灰岩组成厚层板状的碳酸盐岩地层旋回，基部为鲕状粒屑灰岩，接着向上是块状藻灰岩，再向上逐渐变成结核状的粉砂岩（插图 2C）。各旋回层的厚度从 2.5 到 8 米不等。

形成这种藻灰岩的主要生物是有疑问的 *Renalcis* 和藻类 *Epiphyton*，其中前者占优势（插图 2F, 3B）。藻类之间的空隙由钙质泥岩、粉砂级石英、丰富的三叶虫及古杯类碎片等所充填，有时还有 *Chancelloria*。与藻类岩丘相比，旋回藻灰岩含有更丰富而多样的非藻类生物群。

这种旋回藻灰岩总是位于鲕状岩层之上，指示从扰动的沉积环境到进一步静止的沉积环境的变化，使之藻类向侧面生长。同时根据钙质泥丰富，*Renalcis* 和 *Epiphyton* 没有破碎，以及该藻灰岩里缺乏层理（这表明沉积物很少搬运）等也都指示是静水环境。然而，在藻灰岩中还有成层的鲕状粒屑灰岩和内碎屑粒屑灰岩的岩囊，这表明当时它们受到较强波浪和洋流的扰动。

根据推测，陆源碎屑沉积物的增加可能是藻灰岩停止发育的原因。

某些旋回藻灰岩，由于受到白云岩化作用和重结晶作用的影响，使其原始的结构完全消失。

关于旋回层序成因问题的大量讨论方兴未艾（Duff et al., 1967）。这个问题在本地区可能受沉积分布机制所控制。

（2）鲕状粒屑灰岩相

此岩相由鲕粒亮晶灰岩组成，其中有保存得很好的具有泥晶核的鲕粒。各个鲕粒具有同心状的和（或）放射状的构造。碎屑石英、球状粒及三叶虫碎屑与鲕粒相共生。

这种鲕状粒屑灰岩虽在厚度上并不重要，但它们却贯穿所研究的剖面。一般情况下，它们位于旋回藻灰岩和藻类岩丘的基部，但在间隔 8 米厚还有。在后一种情况下，薄至中层状厚达 0.70 米的鲕状岩与砂岩互层。鲕状岩和砂岩都含有交错层理和波痕，并且在鲕状粒屑灰岩中的鲕粒表明波浪和洋流扰动作用的结果。

3. 结论

在早寒武世碳酸盐岩沉积期间，西班牙南部是一个接受丰富陆源沉积物的广阔浅海大陆架。在这个地台上，主要由于局部藻类侧向生长而引起的生物堆积作用（形成藻类岩丘和旋回藻灰岩），同时还有碳酸盐岩沉积作用。

绝大多数明显的特征都与一定的碳酸盐岩相有联系，例如藻类碳酸盐岩与内碎屑粒

屑灰岩、球粒状粒屑灰岩和鲕状粒屑灰岩。这些岩相的动物群包括丰富程度不同的古杯类和三叶虫碎屑。

岩相组合能指示不同能量的沉积环境，其变从高能量（鲕状的、内碎屑的岩相）到中等或静水环境（含有不破碎的 *Epiphyton* 和 *Renalcis*、泥质丰富、缺乏层理的藻类碳酸盐岩）。一般情况下，旋回藻灰岩（偶尔有藻类岩丘）位于鲕状粒屑灰岩和内碎屑粒屑灰岩之上，层序中的这种岩相分布指示该环境的能量逐渐减弱。

根据出现的动、植物群的类型 (*Epiphyton*、*Renalcis*、古杯类、三叶虫及 *Chancelloria*) 及缺乏暴露出水面的证据（泥裂、侵蚀面等），这些特征都指示是一种潮线下的海相沉积环境。

在这种浅水环境里，藻类岩丘的发育是由于 *Epiphyton* 藻和有疑问的 *Renalcis* 的局部增殖的结果，其中 *Epiphyton* 和 *Renalcis* 是占优势的生物组分，古杯类总是居于次要地位。

旋回藻灰岩似乎是在局部地形高的地方（鲕状粒屑灰岩）开始发育的，这种地形对 *Renalcis* 和 *Epiphyton*（稀少）的繁衍提供了特别有利的环境。由于这两种生物的迅速生长，稳固了软泥和骨架（古杯类、三叶虫及 *Chancelloria*），最后导致宽阔的藻灰岩的形成。这些碳酸盐岩的旋回特征，可能受沉积分布机制的控制。碎屑注入量的变化，可能是控制藻灰岩发育的主要因素。

[石永泰 译]

参 考 文 献

- Debrenne, F., Zamarreño, I.: Sedimentologie et biologie des constructions organogènes du Cambrien inférieur du Sud de l'espagne. In: 2nd Symp. Intern. Coraux Recifs coralliens fossiles, Paris 1975. Chevallier, J.-P. (ed.). Mem. B.R.G.M. Paris.
Duff, P.M.D., Hallam, A., Walton, E.K.: Cyclic sedimentation. Amsterdam: Elsevier Publ. Co., 1967.

中科院植物所图书馆



S0002966

北京植物所

收 到 期	84. 5.23.
来 源	西单新
书 价	2.90
单 据 号	0387724
开 票 日 期	84. 5.23.

58.334083
23568 165

化石藻类

借者	借期	借者	借期
58.334083	1985.4.8		
165	23568		

注 意

- 1 借书到期请即送还。
- 2 请勿在书上批改圈点，折角。
- 3 借去图书如有污损遗失等情形须照章赔偿。

京卡0701

统一书号：13031·2530

定 价： 2.90 元

本社书号：3469·13-16

科技新书目：66-29